



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**CARACTERIZACIÓN DE LA ESTRUCTURA
TRÓFICA DEL LAGO DE PÁTZCUARO,
MICHOACÁN, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

FERNANDO CORDOVA TAPIA



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ
2011**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Cordova
Tapia
Fernando
56 83 58 02
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
303641717

2. Datos del tutor

Dr.
Luis
Zambrano
González

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Zenón
Cano
Santana

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Marisa
Mazari
Hiriart

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Ruth Cecilia
Vanegas
Pérez

6. Datos del sinodal 4

Dra.
Ana Cecilia
Espinosa
García

7. Datos del trabajo escrito

Caracterización de la estructura trófica
del lago de Pátzcuaro, Michoacán, México
53 p
2011

“Yo opino, que no debemos tomarnos toda el agua,
pues podemos caer en una situación muy compleja de sequedad.”

(Joe Pino)

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Mexicano de Tecnología del Agua cuyo interés por la rehabilitación ambiental del lago de Pátzcuaro llevó al financiamiento de este proyecto.

A los miembros de mi jurado, Dra. Ana Cecilia Espinosa García, Dra. Ruth Cecilia Vanegas Pérez, Dra. Marisa Mazari Hiriart y Dr. Zenón Cano Santana, cuyos comentarios y observaciones me ayudaron a profundizar y sobre todo a entender más sobre lo que ya escribía pero no comprendía del todo.

A Luis, por su grandioso apoyo durante estos años y por permitirme obtener “El Kit del Restaurador Ecológico”.

A Laura y a Juan Pablo, quienes dieron los primeros pasos de este proyecto. A Chips, por su soporte técnico y la recopilación bibliográfica.

A mi mamá, quién con su amor y apoyo logró que este sueño se hiciera realidad.

A mis hermanos, quienes nunca han dejado de estar y siempre los he sentido muy cerca de mí.

A Karen, a quién considero el arreglo molecular más maravilloso desde el precámbrico. ¡Preciosa, un ladrillo más! Muchísimas gracias por estar siempre ahí. ¡TE AMO!

A Eleonor, Pau, Rex, Sol y Víctor, por todo lo vivido, aprendido, sufrido, disfrutado, bailado, jugado, llorado, saboreado, visto, escuchado, comprendido, compartido, pensado, analizado y sobre todo reído durante todo este camino.

Al Laboratorio de Restauración Ecológica, cuyas propiedades emergentes me enseñaron cómo hacer biología y en el que he tenido la oportunidad de desarrollarme profesionalmente dentro del mejor ambiente laboral.

Gracias de todo corazón por hacer esto posible.

ÍNDICE

1. Introducción

2. Hipótesis

3. Objetivos

4. Materiales y métodos

4.1 Sitio de estudio

4.2 Colecta en campo

4.3 Procesamiento de muestras en laboratorio

4.4 Análisis de isótopos estables

4.5 Caracterización de la estructura trófica

4.6 Análisis de envoltura convexa

4.7 Análisis de nicho trófico

4.8 Análisis multivariado de varianza (MANOVA)

5. Resultados

5.1 Caracterización de la estructura trófica

5.2 Regionalización

5.2.1 Estructura trófica

5.2.2 Envoltura convexa para las zonas

5.2.3 Análisis multivariado de varianza (MANOVA)

5.3 Análisis de las firmas isotópicas de los peces

5.3.1 Firmas isotópicas

5.3.2 Envoltura convexa para los peces

6. Discusión

6.1 Caracterización de la estructura trófica

6.2 Regionalización

6.3 Peces

7. Conclusiones

8. Recomendaciones

9. Literatura citada

10. Anexos

RESUMEN

Cordova-Tapia, F. 2011. Caracterización de la estructura trófica del lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, 53 p.

El lago de Pátzcuaro representaba una de las zonas pesqueras dulceacuícolas más importantes del país. La industria pesquera ha decaído debido principalmente a la degradación de la calidad del agua, a la sobrepesca y a la introducción de especies exóticas como la carpa (*Cyprinus carpio*) y la tilapia (*Oreochromis aureus*). Uno de los primeros pasos para determinar qué tan afectado se encuentra un ecosistema consiste en caracterizar las interacciones tróficas en el mismo. En el presente estudio se utilizó el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno para caracterizar la estructura trófica del lago de Pátzcuaro, así como para comparar las estructuras tróficas de la zona sur, centro y norte del lago. Se analizaron los nichos tróficos de las especies nativas y exóticas de peces utilizando el análisis de isótopos estables. Existen diferencias significativas en las firmas isotópicas entre las distintas regiones del lago, debido probablemente a las diferencias en las condiciones ambientales que se generan a partir del uso de suelo en las zonas ribereñas y a las descargas municipales. Las estructuras tróficas de las zonas centro y norte presentaron rutas tróficas bénticas y pelágicas, mientras que la zona sur presentó únicamente una ruta trófica pelágica. El análisis de isótopos estables en peces mostró que las cinco especies nativas no presentaron traslape de nicho trófico. Sin embargo, todas presentaron traslape de nicho trófico con al menos una de las especies exóticas. La carpa presentó el nicho trófico más amplio de todas las especies de peces. Las especies exóticas presentaron en promedio un nicho trófico tres veces más amplio que las nativas, lo que sugiere que pueden resistir mejor las variaciones ambientales y alimentarse de una mayor variedad de recursos energéticos. Las especies exóticas podrían representar un grave riesgo para las especies nativas, la estructura del sistema, la diversidad biológica y la estabilidad económica de la industria pesquera.

1. INTRODUCCIÓN

La introducción de especies no nativas es la segunda causa más importante para la pérdida de la biodiversidad a nivel mundial, sólo después de la pérdida del hábitat (Neville y Murphy, 2001). Una especie introducida es aquella que se establece en un sistema al cual no pertenece naturalmente. Una vez establecida la especie exótica, su tasa de desarrollo y de reproducción son rápidas debido a la ausencia de depredadores naturales y a los hábitos alimentarios generalistas que presentan (Lodge, 1993). En sistemas acuáticos, las especies exóticas pueden reducir las poblaciones de peces nativos (Rahel, 2000), modificar la dinámica de las comunidades (Minns y Cooley, 1999), alterar la estabilidad de la estructura trófica (Vander Zanden *et al.*, 1999) e incluso llevar a la extinción a las especies nativas (Lodge, 1993).

Esta introducción puede darse de forma intencional, como en el caso de la acuicultura extensiva para fomentar la pesca comercial o la introducción de especies depredadoras para fomentar la pesca deportiva. También puede darse de manera accidental, mediante la fuga de animales provenientes de criaderos para la acuicultura o la introducción de especies de ornato (Zambrano *et al.*, 2006). Los grupos de peces introducidos más comunes en todo el mundo están representados por las carpas y los salmónidos. A finales del siglo XIX, desde su introducción en Norteamérica, las carpas se han dispersado rápidamente y han causado graves daños a los ecosistemas en los que se han establecido (Minns y Cooley, 1999).

En América, tanto la carpa común (*Cyprinus carpio*) como la tilapia (*Oreochromis aureus*) representan un gran riesgo para la biodiversidad acuícola del continente debido a la amplia distribución potencial que presentan. Las consecuencias que podrían tener sobre la fauna nativa son muy graves, especialmente en zonas con una amplia diversidad como el centro de México y la cuenca del Amazonas (Zambrano *et al.*, 2006).

En el centro de México, en el estado de Michoacán, se encuentra el lago de Pátzcuaro, en el cual, la introducción de especies exóticas se inició en los años treinta y no se cuenta con un registro sistemático de las operaciones realizadas ni del impacto derivado de las mismas (Rosas, 1976). La lobina (*Micropterus salmoides*) fue la primera especie que se introdujo en el lago (1930) con el objetivo de incrementar la producción pesquera y promover el turismo mediante la práctica de la pesca deportiva (Lara, 1980). La carpa (*Cyprinus carpio*) se introdujo en los sesentas y la tilapia (*Oreochromis aureus*)

en 1974. Ambas especies se introdujeron con el fin de ampliar las opciones de pesca en el lago (Orbe-Mendoza *et al.*, 2002). También se tiene registro de la introducción de las especies *Ctenopharyngodon idella* y *Tilapia rendalli* en la década de los setenta; estas especies no tuvieron éxito y actualmente no se tiene registro de su ocurrencia en el lago (Berlanga-Robles *et al.*, 2002).

El lago de Pátzcuaro representaba una de las zonas pesqueras dulceacuícolas más importantes del país. La producción multispecífica del lago alcanzó las 2,524 toneladas en 1988 (Orbe-Mendoza y Acevedo-García, 2002), pero a partir de ese año comenzó a decaer, siendo la producción de tan solo 54.18 toneladas en 2005 (SAGARPA, 2009; Figura 1.1). Esta reducción se debió principalmente a la sobreexplotación, la falta de reglamentación pesquera, el aumento paulatino en la captura por unidad de esfuerzo y la reducción en la calidad del agua (Orbe-Mendoza y Acevedo-García, 2002).

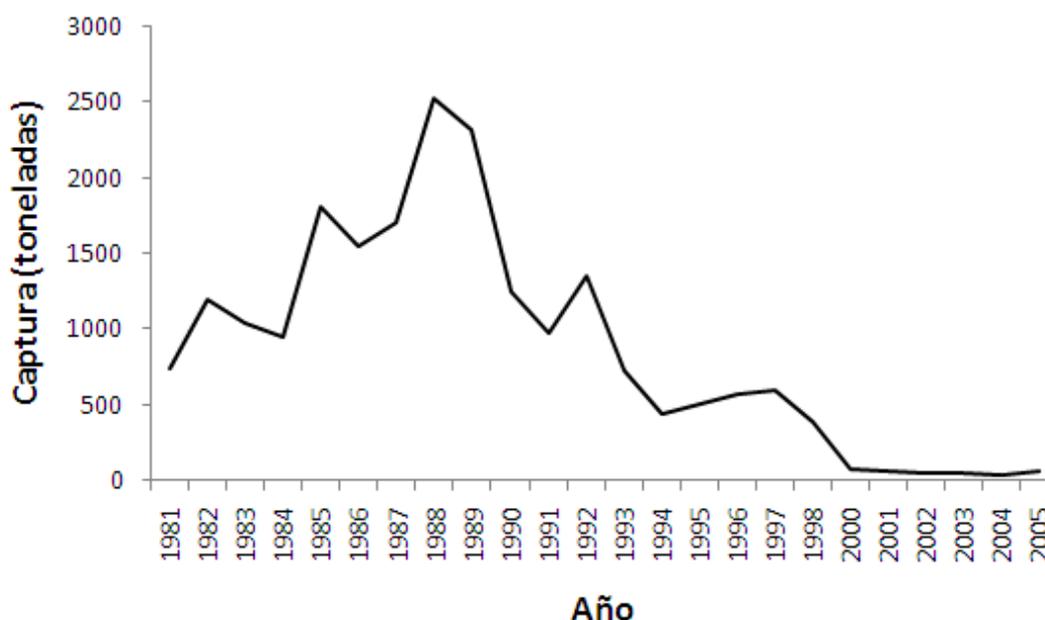


Figura 1.1. Producción pesquera multispecífica (toneladas) desde 1981 hasta 2005. Modificado de Orbe-Mendoza y Acevedo-García (2002) y SAGARPA (2009).

Existen 12 especies de peces que tienen importancia comercial en Pátzcuaro, de las cuales cuatro son especies introducidas: *Cyprinus carpio*, *Micropterus salmoides*, *Oreochromis aureus* y *Chirostoma humboldtianum* (Orbe-Mendoza y Acevedo-García, 2002; Tabla 1.1). Los datos de pesca de *Micropterus salmoides* (lobina) indican que en 1989 se pescaron 434 toneladas, pero para el año 1998 la pesca se redujo a 0.2 toneladas (Anexo 1). En 2009, Zambrano *et al.* (en prensa) realizaron un estudio sobre las

poblaciones de peces en el lago. La carpa representó el 98.9% del total de la biomasa y el 95.2% del total de los individuos. En biomasa, el segundo lugar fue la tilapia (0.6 %) y en número de individuos fueron los godeidos (4%). En todo el estudio se colectaron únicamente cinco individuos de pez blanco y no se capturó ninguna lobina.

Tabla 1.1. Especies de peces con importancia económica en el lago de Pátzcuaro (Orbe-Mendoza y Acevedo-García, 2002).

Nombre común	Nombre científico	Familia
Peces nativos		
Pez Blanco	<i>Chirostoma estor</i>	Atherinopsidae
Charal blanco	<i>Chirostoma grandocule</i>	Atherinopsidae
Charal pinto	<i>Chirostoma Pátzcuaro</i>	Atherinopsidae
Charal prieto	<i>Chirostoma attenuatum</i>	Atherinopsidae
Acúmara	<i>Algansea lacustris</i>	Cyprinidae
Tiro	<i>Goodea atripinnis</i>	Goodeidae
Chagua	<i>Allophorus robustus</i>	Goodeidae
Choromu	<i>Allotoca diazi</i>	Goodeidae
Peces introducidos		
Carpa	<i>Cyprinus carpio</i>	Cyprinidae
Lobina negra	<i>Micropterus salmoides</i>	Centrarchidae
Tilapia	<i>Oreochromis aureus</i>	Cichlidae
Charal	<i>Chirostoma humboldtianum</i>	Atherinopsidae

Uno de los primeros pasos para determinar qué tan afectado se encuentra un ecosistema debido al establecimiento de las especies exóticas, consiste en caracterizar las interacciones alimentarias entre las especies introducidas y las nativas (Vander Zanden *et al.*, 1999). La estructura trófica es una representación del flujo de materia y energía entre los seres vivos que resulta de las interacciones tróficas entre los organismos (Cohen *et al.*, 1993).

La caracterización de la estructura trófica de un sistema acuático permite entender los cambios causados por las especies exóticas, debido a que las interacciones depredador-presa tienen un papel central en la dinámica de las poblaciones y en la estructuración de las comunidades. Las especies exóticas, además de alterar la estructura trófica de un sistema, también compiten directa e indirectamente por el alimento con las especies nativas (Zambrano *et al.*, 2010a).

El análisis de contenido estomacal es un método tradicional para conocer la amplitud del nicho trófico. Sin embargo, tiene deficiencias como la dificultad de estimar de manera precisa la abundancia relativa de las presas, la dificultad de cuantificar los componentes, proporcionar la dieta de un organismo en un momento preciso y no de manera acumulada, y no es posible estimar la tasa de asimilación de las presas. El análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno es una herramienta que resuelve dichas deficiencias (Bearhop *et al.*, 2004).

El análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno ha sido utilizado para caracterizar la estructura trófica de ambientes acuáticos, debido a que proporciona información sobre la posición trófica de los organismos y sobre su fuente alimenticia (Peterson y Fry, 1987; Vander Zanden y Rasmussen, 2001). También es utilizado para entender el impacto de las actividades antropogénicas como la introducción de especies exóticas (Vander Zanden *et al.*, 1999) y la fragmentación del hábitat (Layman *et al.*, 2007b).

Los isótopos son formas del mismo elemento que difieren en el número de neutrones. Los neutrones evitan que el núcleo de un elemento se vuelva inestable. Para que un elemento se encuentre en su estado estable, el número de neutrones debe ser igual o parecido al número de protones. Un número mayor o menor de neutrones tiene como consecuencia que el elemento decaiga radiactivamente. Un mismo elemento puede tener varios isótopos estables, los cuales son químicamente similares, es por eso que son difíciles de diferenciar unos de otros, sin embargo, pueden ser diferenciados mediante la espectrometría de masas. El superíndice asociado al símbolo químico de un elemento indica el número de neutrones que tiene el isótopo, esto permite diferenciar entre los isótopos pesados y livianos (^{13}C y ^{12}C) (Fry, 2006).

La proporción de isótopos estables del mismo elemento (pesados/ligeros) se denomina razón. La razón de isótopos estables de un elemento se compara con la razón estándar de ese elemento y se representa a través de la notación δX , que se obtiene mediante la siguiente ecuación, donde: X = isótopo pesado de cualquier elemento y R = razón de dicho elemento, en cuyo caso el estándar depende del elemento (Fry, 2006).

$$\delta X = \left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} \right) - 1 \times 10^3$$

Al momento de crearse o romperse enlaces atómicos, los isótopos livianos reaccionan más rápido que los pesados. Los seres vivos metabolizan más rápido los isótopos livianos y acumulan los isótopos pesados. Por lo tanto, al analizar las relaciones depredador-presa dentro de una estructura trófica, esta diferencia tiene como resultado que el depredador se enriquezca en mayor proporción del isótopo pesado de su presa (lo acumule) y metabolice más rápido el isótopo liviano (Fry, 2006).

El carbono tiene dos isótopos estables (^{13}C y ^{12}C), el valor de $\delta^{13}\text{C}$ cambia poco (0.5-1‰) conforme se mueve de un nivel trófico a otro, siendo la base de la cadena alimentaria la única fuente de variación (Peterson y Fry, 1987), por lo que puede ser utilizado para determinar la fuente alimenticia de los consumidores (Vander Zanden *et al.*, 1999; Fry, 2006). Las diferencias isotópicas en la base de la cadena alimentaria se deben al fraccionamiento isotópico diferencial derivado de las distintas rutas metabólicas de asimilación de CO_2 de los productores primarios (Peterson y Fry, 1987). El $\delta^{13}\text{C}$ de las plantas con metabolismo C4 es de -10 a -16‰, el $\delta^{13}\text{C}$ de las plantas con metabolismo C3 va desde -24 hasta -30‰ (Farquhar *et al.*, 1989) y el $\delta^{13}\text{C}$ del fitoplancton es de aproximadamente -21‰ (Van Dover *et al.*, 1992).

El nitrógeno, por su parte, tiene dos isótopos estables (^{15}N y ^{14}N), el valor de $\delta^{15}\text{N}$ se utiliza para estimar la posición trófica de un organismo debido a que el consumidor se encuentra enriquecido entre 3 y 4‰ en comparación con su dieta (Vander Zanden y Rasmussen, 2001). Esto se debe a que los organismos excretan una mayor cantidad de ^{14}N que de ^{15}N , por lo que un depredador se enriquece del isótopo pesado de su presa (Minagawa y Wada, 1984). En sistemas acuáticos, la firma isotópica del nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) de los organismos puede resultar afectada por el escurrimiento de agroquímicos y fertilizantes que tienden a reducir el valor de $\delta^{15}\text{N}$ (Kellman y Hillaire-Marcel, 2003) y la cantidad y calidad de las descargas residuales provenientes de asentamientos humanos que tienden a aumentar el valor de $\delta^{15}\text{N}$ (Cabana y Rasmussen, 1996).

A través del análisis de isótopos estables es posible caracterizar la estructura trófica. Para comparar entre diferentes estructuras tróficas dentro de un mismo sistema, se puede realizar el análisis de envoltura convexa, que consiste en encerrar en un polígono las firmas isotópicas promedio de todos los componentes tróficos comunes entre las diferentes estructuras. Este análisis proporciona información sobre las características intrínsecas de una comunidad trófica a partir de seis parámetros (Layman *et al.*, 2007a), que se explican a continuación:

- 1) El intervalo de variación de nitrógeno (NR) es la distancia entre la especie con el valor más enriquecido de $\delta^{15}\text{N}$ y la especie con el valor más empobrecido. NR representa la estructura vertical dentro de una red trófica. Un valor más alto de NR sugiere que existen más niveles tróficos y una mayor diversidad trófica.
- 2) El intervalo de carbono (CR) es la distancia entre la especie con el valor más enriquecido de $\delta^{13}\text{C}$ y la especie con el valor más empobrecido. CR representa la variación de la base de una red trófica. Un valor más alto de CR sugiere que existe una mayor diversidad de recursos en la base del sistema trófico.
- 3) El área total (TA) es el área de la envoltura convexa que contiene a todos los componentes tróficos. Representa una medida del nicho trófico ocupado por las especies del sistema, lo que sugiere la diversidad trófica total dentro de una red. TA es influenciado por especies con posiciones en los extremos tanto para $\delta^{15}\text{N}$ como para $\delta^{13}\text{C}$, por lo que generalmente se encuentra asociado con NR y CR.
- 4) La distancia media al centroide (CD) es la media de la distancia euclidiana de cada especie al centroide, donde el centroide es el valor medio de $\delta^{15}\text{N} - \delta^{13}\text{C}$ para todas las especies de la red trófica. Provee una medida del grado promedio de diversidad dentro de una red trófica y no se ve tan afectada por las especies en posiciones extremas como el TA.
- 5) La distancia media al vecino más cercano (NND) es la media de la distancia euclidiana de cada especie al vecino más cercano. Provee una medida de la cercanía que hay entre las firmas isotópicas de las especies. Un valor más bajo de NND refleja que las especies en una red presentan un aumento en la redundancia trófica, lo que sugiere que tienen una ecología alimentaria similar.
- 6) La desviación estándar de la distancia al vecino más cercano (SDNND) es una medida de la similitud del empaquetamiento entre especies. Un valor más bajo de SDNND sugiere que los nichos tróficos se distribuyen de manera similar.

El análisis de envoltura convexa también puede ser aplicado a nivel de especie, en donde la envoltura de cada especie contiene las firmas isotópicas de todos los individuos, quedando así representada la variación trófica de la especie. Este análisis provee una herramienta para conocer el nivel de especificidad o generalidad trófica de una especie y la amplitud del nicho trófico ocupado (Bearhop *et al.*, 2004).

La estructura de las redes tróficas puede verse afectada por la heterogeneidad espacial de las condiciones fisicoquímicas, siendo el cambio de uso de suelo y la modificación en la cantidad y en el tipo de nutrientes que se vierten en el agua, los principales factores que influyen directamente en la formación de parches ambientales. A su vez, estos parches generan cambios en la organización trófica del sistema, ya sea por cambios en las tasas de desarrollo y supervivencia de los organismos (Polis *et al.*, 1996), por la aparición de especies dominantes o por el reemplazo de especies (DeAngelis *et al.*, 1989).

Por lo anterior, el uso del análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno permite caracterizar la estructura trófica de un ecosistema, conocer el impacto del cambio de uso de suelo en las riberas y determinar cómo afecta la presencia de las especies exóticas a la comunidad acuícola del lago de Pátzcuaro. Esto facilita la elaboración de planes de manejo para la rehabilitación de las especies nativas (Valiente-Riveros, 2006), debido a que se pueden predecir los efectos que tendría la manipulación de la estructura trófica (Granado-Lorencio, 1996) y de esta forma desarrollar planes de manejo y de restauración adecuados (Vander Zanden *et al.*, 2006; Valiente-Riveros, 2006).

2. HIPÓTESIS

Si los valores isotópicos de los componentes de un sistema trófico se encuentran relacionados con las condiciones ambientales del lago, entonces habrá diferencias entre las firmas isotópicas de los elementos tróficos, así como en la estructura trófica en las diferentes regiones del lago de Pátzcuaro.

Al comparar los nichos tróficos de las especies exóticas *Cyprinus carpio* y *Oreochromis aureus* con los nichos tróficos de las especies nativas *Chirostoma estor*, *Chirostoma spp.*, *Goodea atripinnis*, *Alloophorus robustus* y *Poeciliopsis infans* podremos saber si existe un traslape y si existen diferencias entre la amplitud de sus nichos tróficos.

3. OBJETIVOS

Este trabajo tiene tres objetivos generales: caracterizar la estructura trófica del lago de Pátzcuaro; conocer si existen diferencias en las estructuras tróficas de las distintas zonas del lago; y determinar las interacciones tróficas entre las especies nativas y exóticas de peces.

Los objetivos particulares son los siguientes:

- 1) Caracterizar la estructura trófica del lago de Pátzcuaro a través del análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno.
- 2) Determinar las diferencias entre las estructuras tróficas de las distintas regiones del lago.
- 3) Conocer las relaciones tróficas entre las especies nativas y exóticas utilizando las firmas isotópicas.
- 4) Determinar la amplitud del nicho trófico de las especies exóticas y las nativas utilizando los datos de isótopos estables de carbono y nitrógeno.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Sitio de estudio

El lago de Pátzcuaro (19°31' a 19°41' N y 101°32' a 101°43' W) es un lago eutrófico que está localizado en el Estado de Michoacán, en el centro de México a una altura de 2,035 msnm (Figura 4.1; Sánchez-Chávez *et al.*, 2007). Cubre una superficie de 97.5 km² y se clasifica como polimíctico cálido continuo. El clima es sub-tropical con una precipitación anual de 900 a 1,400 mm, una temperatura media anual de 19°C y una época de lluvias que abarca desde junio hasta octubre. La profundidad máxima del lago se encuentra en la zona norte y es de 12.2 m y la profundidad promedio es de 4 m (Orbe-Mendoza y Acevedo-García, 2002). La profundidad ha disminuido debido a su evolución natural. A partir del decenio de 1940 esta reducción se acentuó por las acciones del hombre en la cuenca, tales como la deforestación (Gómez-Tagle, 1997).

El lago se encuentra dentro de una cuenca endorreica de 934 km² (Gómez-Tagle, 1997), es decir, que el agua no tiene salida superficialmente. El uso de suelo que predomina en la cuenca es agrícola (45%) seguido por el forestal (37%). El uso de suelo urbano (3.1%) presenta una mayor concentración en la zona sur y suroeste del lago de Pátzcuaro (Huerto *et al.*, 2009; Figura 4.2). El lago es receptor de sedimentos, aguas negras, fertilizantes y biocidas, que al no tener salida se van acumulando, lo que ha causado el deterioro paulatino de la calidad del agua (Orbe-Mendoza y Acevedo-García, 2002).



Figura 4.1. Localización geográfica de la cuenca del lago de Pátzcuaro.

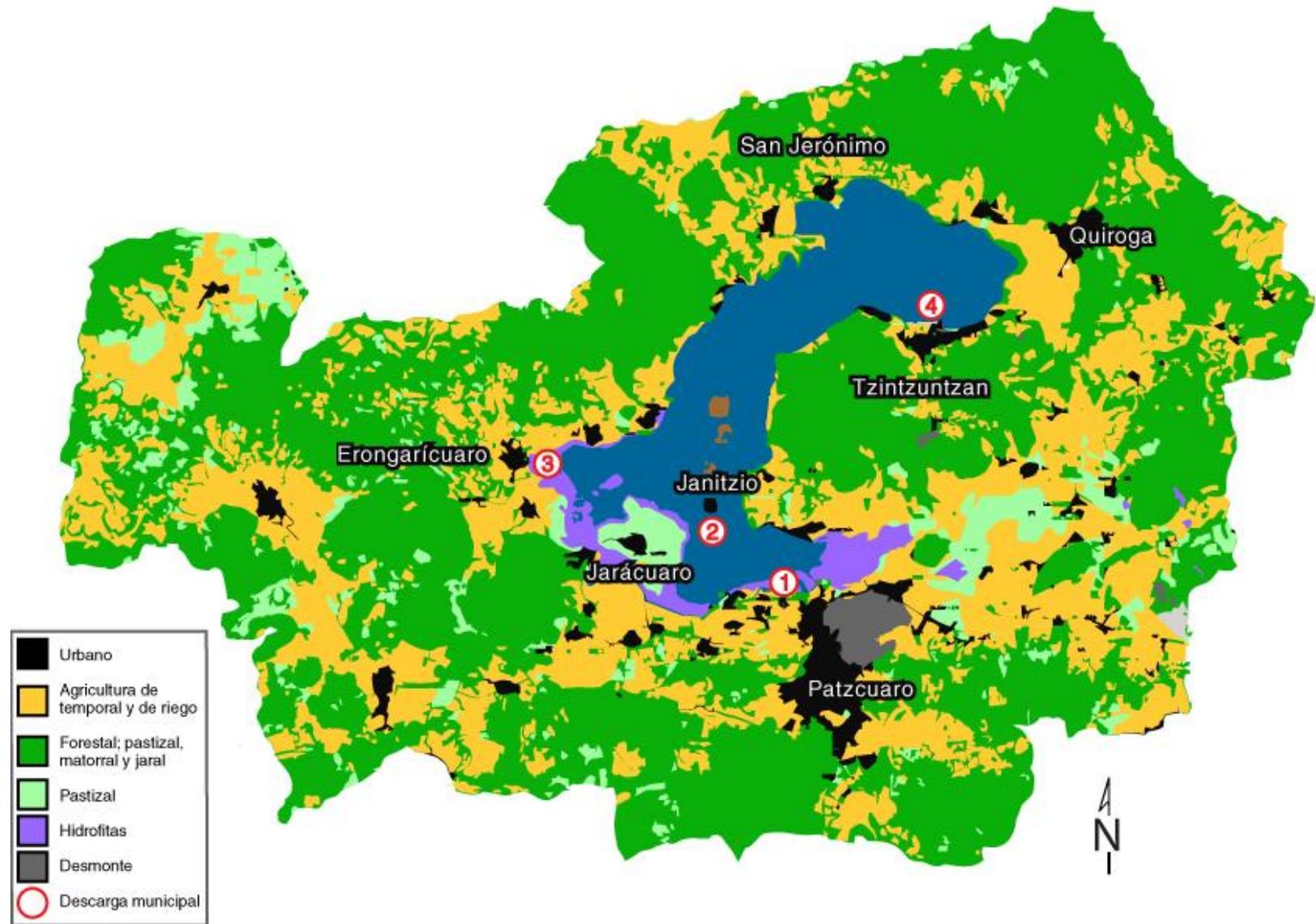


Figura 4.2. Mapa de uso de suelo y de las descargas municipales principales en la Cuenca del lago de Patzcuaro. 1: Patzcuaro, 2: Janitzio, 3: Erongarícuaro, 4: Quiroga. Mapa basado en el estudio realizado por Sánchez-Chávez *et al.* (2007).

La cuenca del lago de Pátzcuaro tiene ocho municipios. De acuerdo con el censo de población y vivienda 2010, el número de habitantes en toda la cuenca es de 211,132. La ciudad de Pátzcuaro, el asentamiento humano más grande, tiene 87,794 habitantes (INEGI, 2010). El crecimiento de los asentamientos humanos ha aumentado la cantidad de descargas que se vierten en el lago. Las cuatro descargas municipales de agua residual más importantes (Janitzio, Tzintzuntzan, Pátzcuaro y Erongarícuaro) no cumplen con los estándares establecidos en la NOM-001-SEMARNAT-1996, que establece los límites máximos permisibles de contaminantes en las descargas de aguas residuales en aguas y bienes nacionales (Sánchez-Chávez *et al.*, 2007).

La calidad del agua ha estado disminuyendo constantemente (Chacón-Torres *et al.*, 2004). La visibilidad del lago en los años cuarenta era de dos metros, mientras que en el año 2002 la visibilidad oscilaba entre 0.2 y 0.5 metros. Esta diferencia se debe principalmente a los sólidos suspendidos en el agua, producto de la gran cantidad de azolves provenientes de la cuenca y a los cambios estacionales de la comunidad fitoplanctónica. Lo mismo ha ocurrido con la conductividad, la cual ascendió en promedio de 450 $\mu\text{S}/\text{cm}$ en 1977 a 800 $\mu\text{S}/\text{cm}$ en 1990 (Orbe-Mendoza y Acevedo-García, 2002) y 1095 $\mu\text{S}/\text{cm}$ en 2004 (Chacón-Torres *et al.*, 2004).

La calidad del agua varía de una zona a otra. En la zona sur se localiza la ciudad de Pátzcuaro, que es el asentamiento humano más grande de la cuenca. En esta zona se realiza la mayor cantidad de actividades turísticas en el lago, pues se localiza la isla de Janitzio, siendo el derrame de combustible y la resuspensión de sedimentos algunos de los problemas que alteran la calidad del agua. Es la zona del lago menos profunda (0.15 metros) debido en gran medida al aporte de sedimentos provenientes de Erongarícuaro. En esta zona existen manantiales pero todos están siendo explotados para usos urbanos (Chacón-Torres *et al.*, 2004).

De acuerdo con el estudio realizado por Sánchez-Chávez *et al.* (2007), tres de las cuatro descargas municipales más importantes se encuentran en la zona sur (Pátzcuaro, Janitzio y Erongarícuaro), siendo la de Pátzcuaro la que descarga un mayor volumen (38 l/s) y la de Erongarícuaro la que vierte una mayor cantidad de coliformes fecales, la cual sobrepasa por cinco unidades logarítmicas (33,000,000 NMP/100ml) el límite máximo permisible de 1,000 NMP/100ml (NOM-001-SEMARNAT-1996). Además de las descargas municipales, las microcuenas que contaminan en mayor medida al lago se encuentran principalmente en la región sur: Ajuno (sur), Erongarícuaro (suroeste) y

Tzurumútaro (sureste) con el 74 y 54% de las cargas totales de nitrógeno y fósforo. El índice de calidad del agua calculado para las tres zonas del lago indica que la zona sur posee el menor (ICA: 63.4).

En la zona norte predomina el uso de suelo agrícola en las riberas. Es la zona más profunda, alcanza los 12.2 metros (Chacón-Torres *et al.*, 2004). De acuerdo con el estudio realizado por Sánchez-Chávez *et al.* (2007), la zona norte recibe el impacto de las poblaciones de Quiroga, Santa Fe de la Laguna, Tzintzuntzan y San Jerónimo, por lo que el índice de calidad del agua (ICA: 66.8) alcanzó valores intermedios entre la zona sur y centro. La descarga municipal de Tzintzuntzan es la más importante de la zona norte, con un aporte de 3.89 l/s. La calidad de esta descarga tampoco cumple con los límites máximos permisibles (NOM-001-SEMARNAT-1996).

La zona centro se considera la zona más conservada del lago. En el índice de calidad de agua se obtuvo el valor más alto (ICA: 70.8; Sánchez-Chávez *et al.*, 2007). El uso de suelo que predomina en las riberas es forestal y los poblados aledaños son los que cuentan con un menor número de habitantes (INEGI, 2010). La descarga municipal más cercana es la de Erongarícuaro, que aporta 3.43 l/s.

Para entender la dinámica trófica del lago y su relación con el uso de suelo y las condiciones ambientales, se dividió en tres regiones: sur, centro y norte. Para este estudio se tomaron muestras en ocho localidades, dos en la zona sur, tres en la zona centro y tres en la zona norte. Cada localidad se identifica con el nombre de la comunidad más cercana (Figura 4.3).

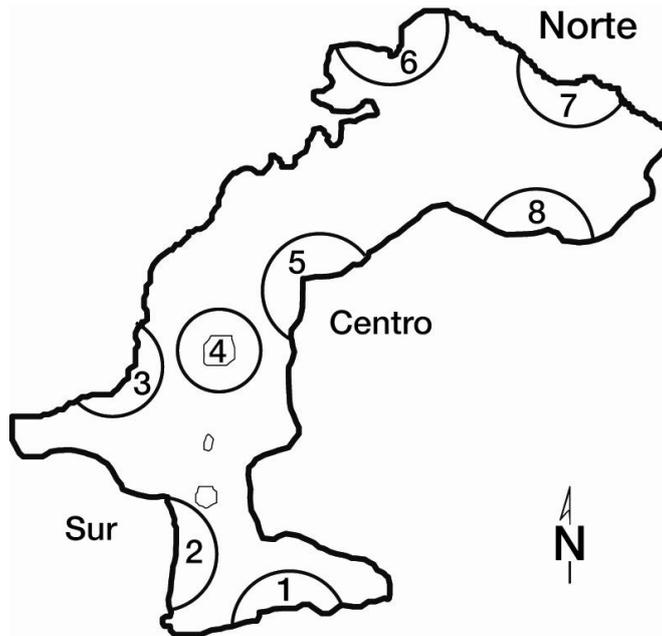


Figura 4.3. Regionalización del lago de Pátzcuaro basada en el uso de suelo de las riberas. Se establecieron tres zonas y ocho localidades de estudio:

Zona sur: 1: Pátzcuaro, 2: Jarácuaro. Zona centro: 3: Puácuaro, 4: La Pacanda, 5: Ucasanastacua. Zona norte: 6: San Jerónimo, 7: Santa Fe, 8: Tzintzuntzan.

4.2 Colecta en campo

Los muestreos se realizaron durante los meses de marzo, mayo y julio de 2009, correspondientes al final de la época de secas y el principio de la época de lluvias. En cada localidad se llevó a cabo el muestreo una vez por mes. Se realizaron muestreos diurnos desde las 9 hasta las 14 horas.

Se obtuvieron muestras de cada uno de los siguientes componentes del sistema trófico: sedimento superficial, fitoplancton, zooplancton, *Hyalella*, sanguijuelas, caracoles, acociles, Chironomidae, Coleoptera, Hemiptera, Odonata, Ephemeroptera, Tricoptera, Diptera, *Poeciliopsis infans*, *Chirostoma* (charales), *Chirostoma estor* (pez blanco), *Goodea atripinnis* (tiro), *Alloophorus robustus* (chegua), *Cyprinus carpio* (carpa) y *Oreochromis aureus* (tilapia). Después de haberse obtenido, todas las muestras se mantuvieron en congelación a -4°C durante aproximadamente cuatro días, antes de ser colocadas a -18°C en el laboratorio.

El sedimento superficial se colectó mediante el uso de una draga Ekman de 3.5 litros. Se tomaron tres muestras de cada una de las localidades y posteriormente se formaron muestras compuestas para cada una de las tres zonas. Las muestras que se colectaron fueron de 150 ml cada una. Para limpiar las muestras y remover la macrobiota, el sedimento se filtró con un tamiz de malla de 1.6 mm, posteriormente se mantuvo en congelación a -18°C.

Para la recolección de fitoplancton y zooplancton se utilizó el método de filtración. Para la obtención del zooplancton se tomó un número variable de muestras de agua con una cubeta de 5 litros y se filtraron a través de una malla de 150 µm. El agua filtrada se volvió a colectar para obtener el fitoplancton. En este caso, el agua se filtró a través de una malla de 63 µm (Wetzel, 1983). El volumen de agua que se filtró en cada una de las localidades dependió de la cantidad de muestra que se fue colectando. Todas las muestras se colocaron en congelación a -4°C y posteriormente a -18°C en el laboratorio.

La colecta de macroinvertebrados se realizó mediante el uso de una red de golpeo con una luz de malla de 300 µm y los muestreos se efectuaron en los sitios en los que se observó una abundante vegetación acuática. La colecta de lirios se realizó de forma manual. El esfuerzo de muestreo en cada localidad dependió del número y tamaño de los organismos debido a que se requiere de al menos 1 mg de tejido seco por cada muestra para realizar el análisis de isótopos estables. Los organismos fueron clasificados por grupos taxonómicos y posteriormente fueron congelados a -18°C.

Los peces se obtuvieron mediante el uso de chinchorros de distintos tamaños (65, 150, 250 y 300 m) y luces de malla de ½, 1 y 2 pulgadas. Los pescadores de las comunidades cercanas a los sitios de muestreo fueron los encargados de la manipulación de los chinchorros. Para este estudio, el grupo de los charales incluyó a todas las especies del género *Chirostoma* menores a 10 cm de longitud patrón, debido a la dificultad para diferenciar las especies, la posibilidad de hibridación y las características ecológicas que los hace pertenecer a un mismo grupo funcional (alto grado de traslape de sus nichos tróficos, reproductivos y de hábitat; Jiménez-Badillo y Gracia, 1995). Se consideraron como individuos de la especie *Chirostoma estor* (pez blanco) únicamente a los organismos con una longitud patrón mayor a 15 cm (Barbour, 1973a; García de León, 1984).

Para el propósito de este estudio se contemplaron como especies exóticas y nativas únicamente a las del grupo de los peces. Asimismo, se consideraron especies exóticas únicamente a la carpa y a la tilapia; a pesar de que *Chirostoma humboldtianum* es una especie exótica, se decidió considerar al género *Chirostoma* como un grupo nativo debido a que el género es endémico de la Mesa Central de México (Barbour, 1973b).

4.3 Procesamiento de muestras en laboratorio

Antes de realizar el análisis de isótopos estables fue necesario procesar todas las muestras. Los métodos que se describen a continuación corresponden a los lineamientos del Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California en Davis (UC Davis Stable Isotope Facility, 2009). En el caso del sedimento, fue necesario determinar la cantidad de materia orgánica en cada una de las muestras (Meyers y Teranes, 2001). Las muestras de sedimento se procesaron por duplicado. Una muestra de cada localidad fue puesta en un desecador con HCl al 37% para eliminar los carbonatos presentes. La muestra que todavía contenía carbonatos se utilizó para conocer el valor de $\delta^{15}\text{N}$ y la que no tenía carbonatos se utilizó para obtener el valor de $\delta^{13}\text{C}$.

El fitoplancton (materia orgánica particulada con un tamaño menor a 150 μm y mayor a 63 μm) se filtró al vacío a baja presión (0.6 kg/cm^2) hasta la saturación de los filtros colectores (Millipore de fibra de vidrio de 2.5 μm). Las muestras de fitoplancton fueron procesadas por duplicado y para eliminar los carbonatos presentes se llevó a cabo el mismo procedimiento que se utilizó para el sedimento. Para conocer el valor de $\delta^{15}\text{N}$ se utilizó una muestra con carbonatos, mientras que para obtener el valor de $\delta^{13}\text{C}$ se utilizó una muestra sin carbonatos.

Para limpiar y separar el zooplancton se utilizaron las muestras obtenidas en campo y con la ayuda de unas pinzas finas y un microscopio estereoscópico, se colectaron, uno por uno, los individuos pertenecientes a los siguientes grupos: copépodos, cladóceros, ostrácodos y rotíferos. Posteriormente, se formaron muestras compuestas utilizando todos los individuos pertenecientes a una misma zona.

Los macroinvertebrados colectados con la red de golpeo se clasificaron en los siguientes grupos: hyalellas, larvas de quironómidos y otros insectos, sanguijuelas,

arañas, caracoles y acociles. Los insectos que no eran larvas de quironómidos se clasificaron hasta el nivel de orden y posteriormente se formaron muestras compuestas. Se agruparon aquellos órdenes que presentan hábitos alimentarios similares de acuerdo con Merritt *et al.* (2008), quedando en un grupo Ephemeroptera, Tricoptera y Diptera; en otro Hemiptera y Odonata; y en el último grupo Coleoptera. A los invertebrados de mayor tamaño se les retiró el exoesqueleto y se procesó el tejido interno. En el caso de los invertebrados pequeños se procesó el organismo completo (Zambrano *et al.*, 2010b).

En el caso de los peces, cada una de las muestras corresponde a un individuo. En cada zona se clasificaron todos los organismos colectados por tallas y se obtuvieron diferentes muestras con el objetivo de tener todas las tallas igualmente representadas. Durante el procesamiento, se obtuvo una muestra de músculo de cada organismo, se lavó con agua destilada y fue colocada en congelación a -18°C para su posterior análisis.

4.4 Análisis de isótopos estables

Para el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno se utilizó el protocolo del Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California en Davis, que consiste en lavar las muestras con agua destilada y colocarlas en tubos Eppendorf (1.5 ml), secarlas en un horno a 50°C durante 48 horas, macerarlas con un mortero de porcelana y colocar cada una de las muestras en una cápsula de aluminio de acuerdo con los siguientes intervalos de peso seco (PS): muestra de sedimento de 5 a 10 mg PS, dependiendo del contenido de materia orgánica; muestra de fitoplancton de 2 a 3 mg PS (sin contar el peso del filtro); y muestra de tejido animal de 0.8 a 1.2 mg PS.

En total, se procesaron 356 muestras de los diferentes componentes del sistema trófico del lago de Pátzcuaro (Tabla 4.1). Para conocer la firma isotópica, las muestras se enviaron al Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California en Davis, para su análisis por espectrometría de masas (Europa Scientific ANCA-HYDRA 20/20).

Tabla 4.1. Número de muestras analizadas en cada una de las zonas del lago de Pátzcuaro.

Nombre	Nombre científico	Sur	Centro	Norte	Total
Sedimento	Sedimento	2	1	3	6
Fitoplancton	Fitoplancton	6	2	9	17
Zooplancton	Zooplancton	10	5	10	25
Hyalellas	<i>Hyalella sp.</i>	10	5	11	26
Quironómidos	Chironomidae	10	5	7	22
Coleópteros	Coleoptera	9	5	1	15
Efemerópteros, tricópteros y dípteros	Ephemeroptera, Trichoptera y Diptera	6	5	0	11
Hemípteros y odonatos	Hemiptera y Odonata	7	5	10	22
Arañas	Araneomorphae	1	0	0	1
Acociles	<i>Cambarellus montezumae</i>	0	1	0	1
Sanguijuelas	Hirudinea	1	5	8	14
Caracoles	Pulmonata	4	1	5	10
Carpas	<i>Cyprinus carpio</i>	16	16	18	50
Tilapias	<i>Oreochromis aureus</i>	4	3	10	17
Tiros	<i>Goodea atripinnis</i>	14	14	13	41
Cheguas	<i>Alloophorus robustus</i>	1	9	0	10
Poeciliopsis	<i>Poeciliopsis infans</i>	4	5	0	9
Huevos de charal	<i>Chirostoma spp.</i>	0	0	4	4
Charales	<i>Chirostoma spp.</i>	8	12	20	40
Peces Blancos	<i>Chirostoma estor</i>	0	4	11	15
Total					356

4.5 Caracterización de la estructura trófica

La caracterización de la comunidad trófica se realizó graficando los valores promedio y la desviación estándar de las firmas isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) de cada uno de los elementos tróficos colectados para este estudio (Fry, 2006). Se considera que ocurre un cambio de nivel trófico cada 3-4‰ $\delta^{15}\text{N}$ (Minagawa y Wada, 1984; Fry, 2006), por lo que para este estudio se decidió establecer los niveles tróficos cada 3.5‰ $\delta^{15}\text{N}$. Los niveles tróficos se establecieron desde el valor 20‰ $\delta^{15}\text{N}$, debido a que ningún componente trófico del lago de Pátzcuaro presentó un valor promedio (más una desviación estándar) superior a este valor. Cuando se caracterizaron las estructuras tróficas de cada zona, se decidió mantener los mismos niveles tróficos que en la zona general para facilitar la comparación gráfica entre las zonas.

4.6 Análisis de envoltura convexa

El análisis de envoltura convexa se realizó de acuerdo con el procedimiento establecido por Bearhop *et al.* (2004) y Layman *et al.* (2007a), que consiste en graficar las firmas isotópicas de cada uno de los componentes y trazar un polígono utilizando los valores de los componentes externos para encerrar a todos los elementos del sistema. Al polígono resultante se le conoce como envoltura convexa y fue trazado utilizando el software Matlab (versión 7.6). Este análisis se realizó para comparar gráficamente entre la zonas sur, centro y norte, utilizando los valores promedio de las firmas isotópicas de cada componente trófico. Únicamente se contemplaron los elementos tróficos que se encontraban presentes en las tres zonas, sin embargo, los elementos contienen la información trófica que proviene de todos los niveles inferiores (Fry, 1988). Se utilizaron los elementos de los que se tuvieran al menos dos muestras en cada zona. El análisis se realizó con los siguientes componentes: fitoplancton, zooplancton, hyalellas, quironómidos, hemípteros y odonatos, charal, tiro, carpa y tilapia (Tabla 4.2).

Asimismo se realizó un análisis de envoltura convexa para comparar gráficamente los nichos tróficos de las especies de peces, utilizando la firma isotópica de cada uno de los individuos colectados. Se trazó un polígono para cada una de las especies de peces.

Tabla 4.2. Muestras utilizadas para realizar los análisis de envoltura convexa, análisis de nicho trófico y MANOVA para comparar las tres zonas del lago.

	Sur	Centro	Norte
Fitoplancton	6	2	9
Zooplancton	10	5	10
Hyaelllas	10	5	11
Quironómidos	10	5	7
Hemípteros y odonatos	7	5	10
Charal	8	12	20
Tiro	14	14	13
Carpa	16	16	18
Tilapia	4	3	10

4.7 Análisis de nicho trófico

El análisis de nicho trófico se realizó de acuerdo con Bearhop *et al.* (2004) y Layman *et al.* (2007a), utilizando los mismos datos que en el análisis de envoltura convexa (Tabla 4.2). Con ayuda del programa Matlab (versión 7.6) se calculó el intervalo de nitrógeno (NR), intervalo de carbono (CR), área total (TA), distancia media al centroide (CD), distancia media al vecino más cercano (NDD) y desviación estándar de la distancia al vecino más cercano (SDNND). Este análisis se realizó para comparar las tres zonas (sur, centro y norte) del lago de Pátzcuaro.

El análisis de nicho trófico también se realizó para comparar la amplitud de nicho de las especies de peces. Se utilizaron las firmas isotópicas de todos los individuos colectados. En este caso se calcularon el intervalo de nitrógeno (NR), el intervalo de carbono (NC) y el área total (TA).

4.8 Análisis multivariado de varianza (MANOVA)

Se realizó un análisis multivariado de varianza para entender las diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{15}\text{N}$ entre las tres zonas del lago (sur, centro y norte). Se utilizaron los elementos tróficos que se encontraban presentes en las tres zonas y de los que se tuvieran al menos dos muestras en cada zona. El análisis se realizó con los siguientes componentes: fitoplancton, zooplancton, hyalellas, quironómidos, hemípteros y odonatos, charal, tiro, carpa y tilapia (Tabla 4.2).

5. RESULTADOS

5.1 Caracterización de la estructura trófica

Las firmas isotópicas de los componentes tróficos proveen una visión general de la estructura trófica del lago de Pátzcuaro (Figura 5.1). El lago presenta aproximadamente cuatro niveles tróficos, debido a que el aumento de 3.5‰ de $\delta^{15}\text{N}$ implica un cambio de nivel trófico (Minagawa *et al.*, 1984; Fry, 2006). En el primer nivel trófico se encuentra el sedimento; en el segundo nivel se encuentra el fitoplancton (materia orgánica particulada 60 μm - 150 μm) seis invertebrados y un vertebrado; en el tercero se encuentran los

omnívoros que están representados por el zooplancton, dos invertebrados y seis vertebrados; en el último nivel se agruparon los carnívoros, dos vertebrados y las sanguijuelas.

La comunidad trófica se encontró circunscrita dentro de los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$, que van desde -19‰ (poeciliopsis) hasta -27‰ (zooplancton) y los de $\delta^{15}\text{N}$ que van desde 6‰ (sedimento) hasta 18‰ (pez blanco) (Figura 5.1).

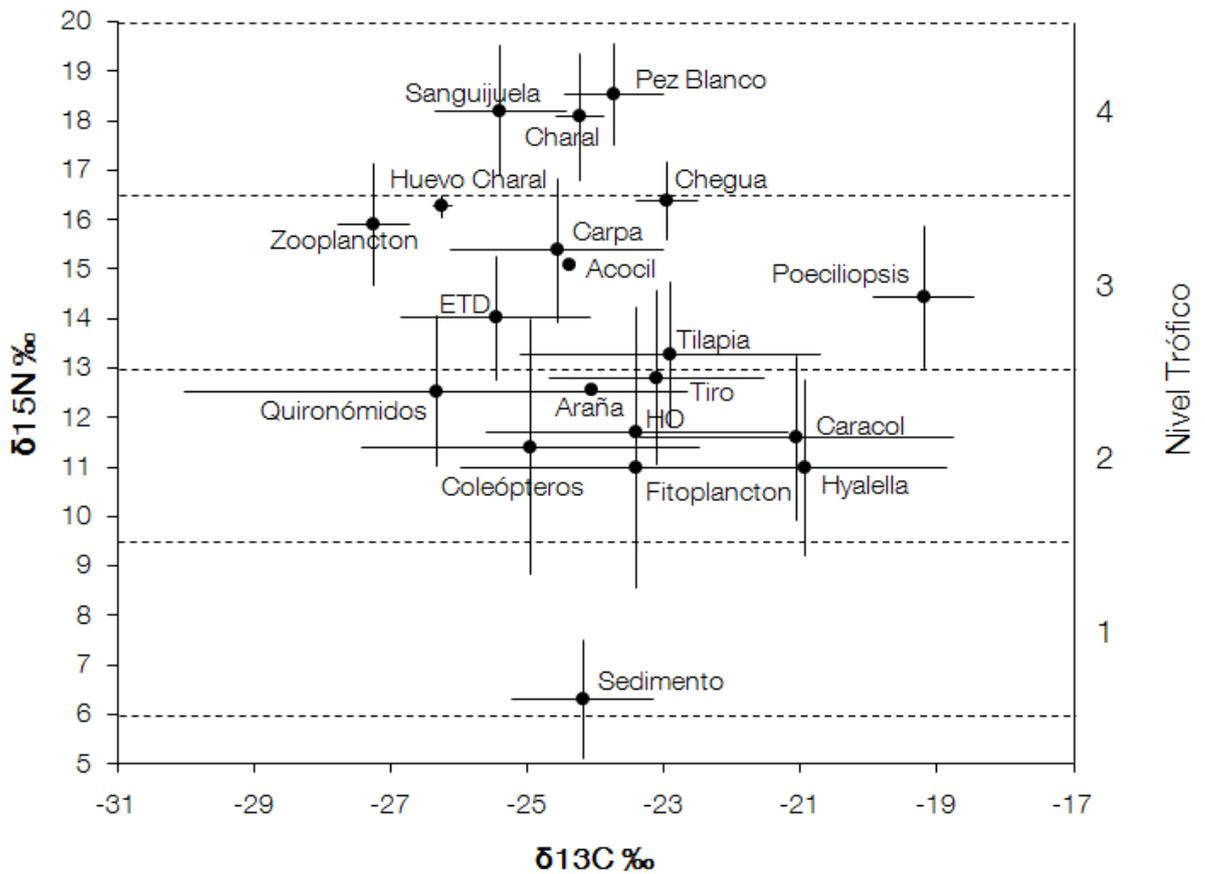


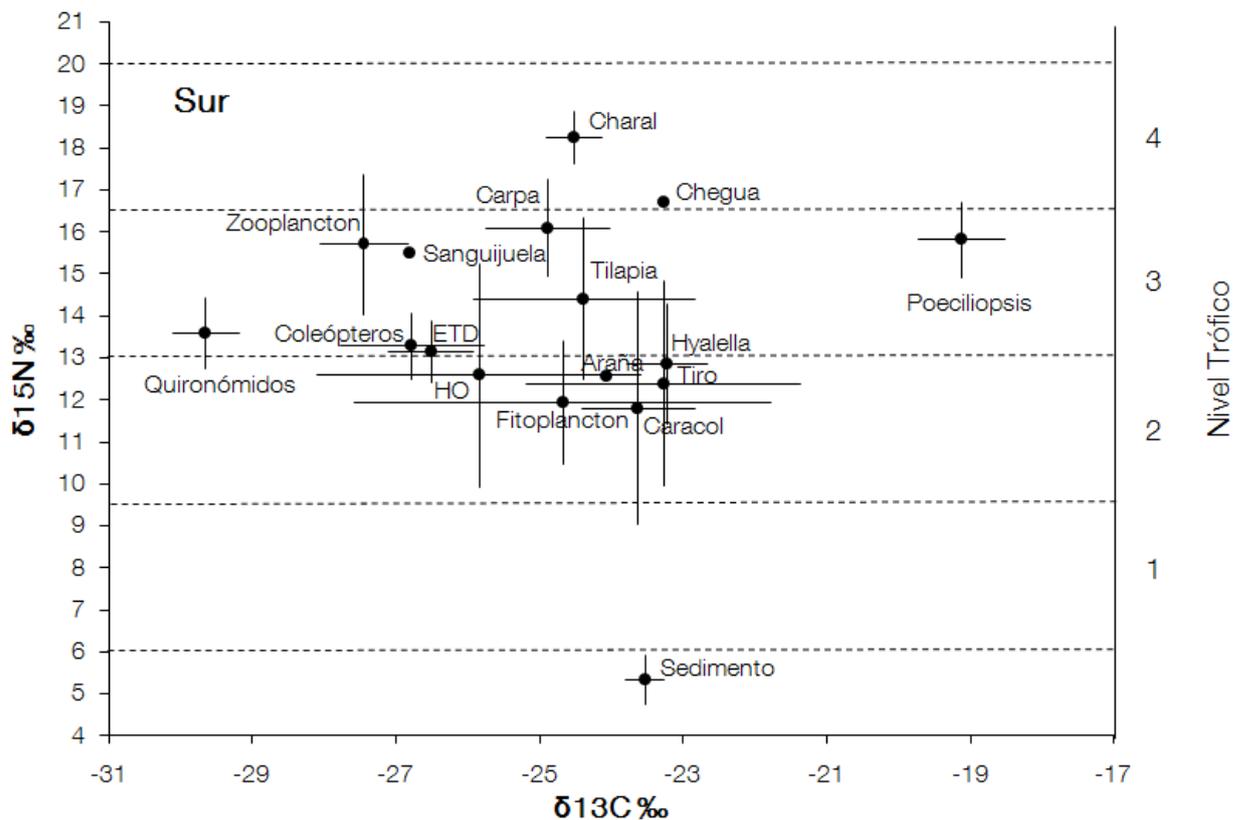
Figura 5.1. Estructura trófica del lago de Pátzcuaro utilizando cada uno de los componentes tróficos analizados. La desviación estándar de los valores promedio está representada por las líneas cruzadas en cada punto.

ETD: efemerópteros, tricópteros y dípteros. HO: hemípteros y odonatos.

5.2 Regionalización

5.2.1 Estructura trófica. El análisis de la estructura trófica de las tres zonas (sur, centro y norte) mostró que los distintos componentes del sistema tuvieron una distribución diferencial, siendo los componentes de los primeros niveles tróficos los que mostraron una mayor variación (Figura 5.2). En el primer nivel trófico de la zona sur se encontraron el fitoplancton y los caracoles, en la zona centro el sedimento y los coleópteros y en la zona norte el fitoplancton y las hyalellas. Los quironómidos mostraron una distribución diferencial entre las zonas, siendo los de la zona sur los que presentaron un valor más enriquecido en $\delta^{15}\text{N}$ y los de la zona centro un valor menos enriquecido.

Las firmas isotópicas de los componentes que mostraron diferencias significativas entre las zonas (Tabla 5.2) pueden consultarse en el Anexo 2.



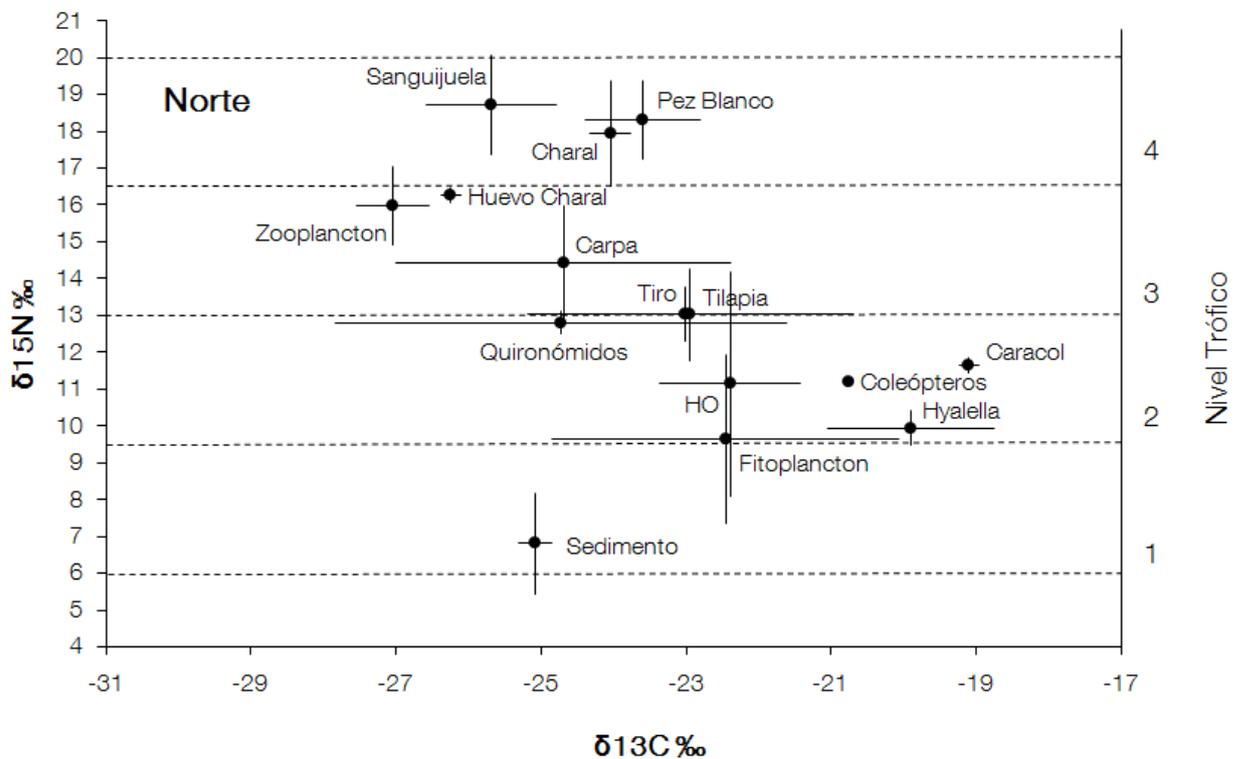
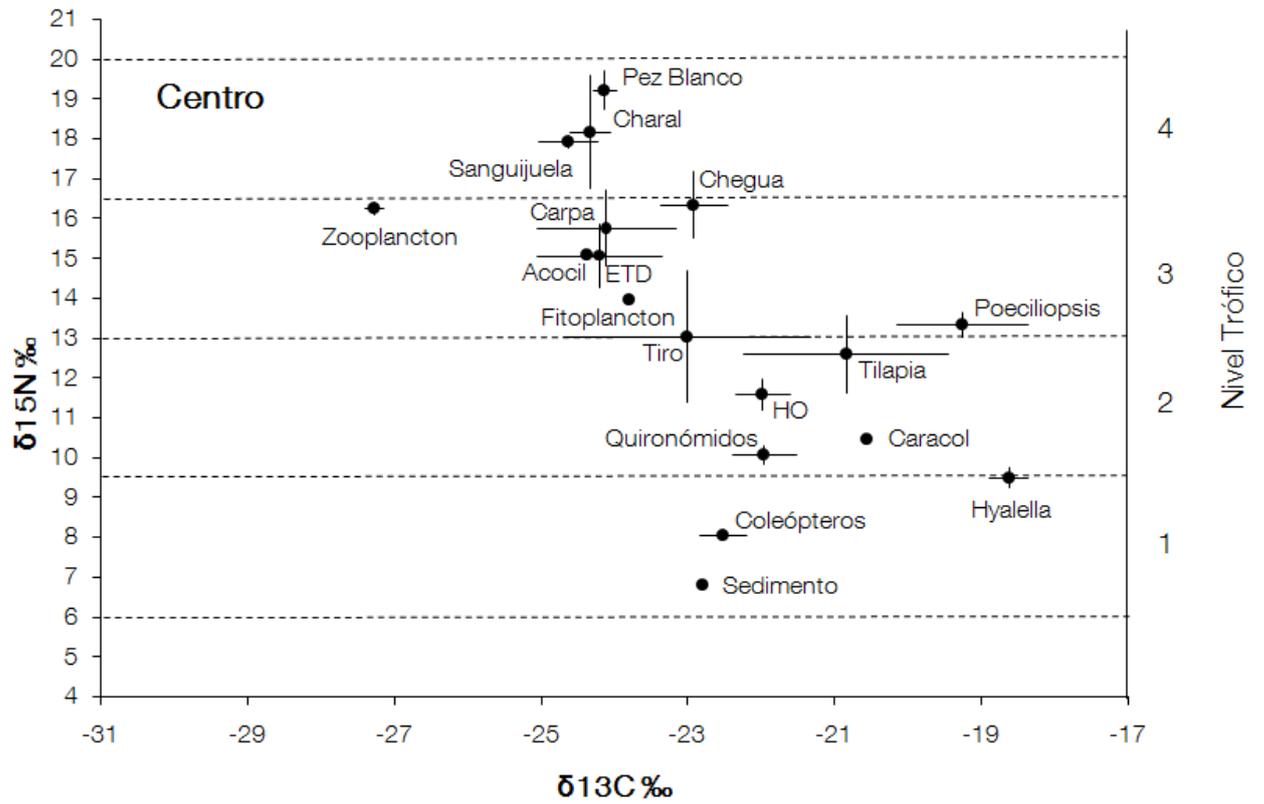


Figura 5.2. Estructura trófica de las tres zonas del lago de Pátzcuaro (sur, centro y norte) utilizando cada uno de los componentes analizados. La desviación estándar de los valores promedio está representada por las líneas cruzadas en cada punto. ETD: efemerópteros, tricópteros y dípteros. HO: hemípteros y odonatos.

5.2.2 *Envoltura convexa para las zonas.* El análisis de envoltura convexa mostró una clara diferenciación entre la zona sur con respecto a las zonas centro y norte (Figura 5.3). El análisis de nicho trófico mostró que la zona sur presentó los valores más bajos y la zona centro los valores más altos en cuanto a la variación de $\delta^{15}\text{N}$, variación de $\delta^{13}\text{C}$, área total, distancia media al centroide y distancia media al vecino más cercano (Tabla 5.1).

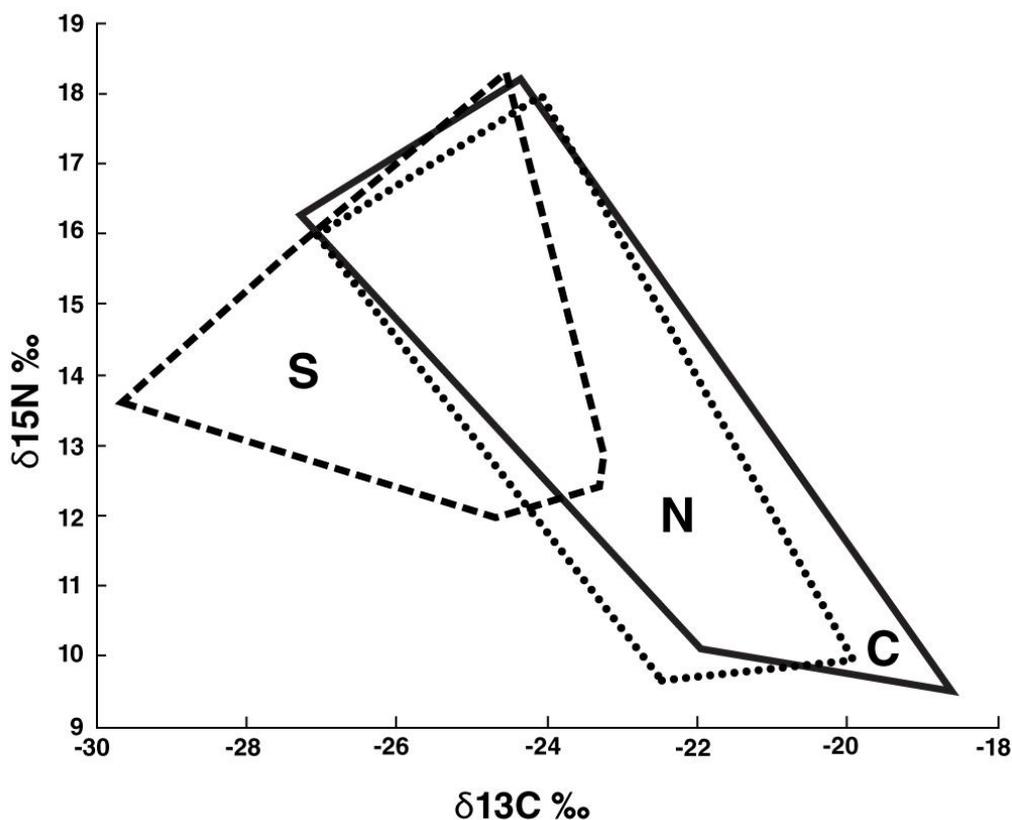


Figura 5.3. Análisis de envoltura convexa para cada zona. S = sur, C = centro, N = norte.

Tabla 5.1. Análisis de nicho trófico para cada zona del lago de Pátzcuaro. NR = intervalo de variación de $\delta^{15}\text{N}$, CR = intervalo de variación de $\delta^{13}\text{C}$, TA = área total, CD = distancia media al centroide, NDD = distancia media al vecino más cercano, SDNND = desviación estándar de la distancia al vecino más cercano.

Variable	Sur	Centro	Norte
NR	6.3	8.7	8.3
CR	6.4	8.7	7.1
TA	20.9	27.0	24.8
CD	2.6	3.1	2.7
NDD	1.7	2.0	1.7
SDNND	0.9	0.8	1.2

5.2.3 *Análisis multivariado de varianza (MANOVA)*. Mediante el análisis multivariado de varianza se encontraron diferencias significativas entre las tres zonas en cuanto a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ [$F(27) = 0.65$; $p < 0.05$]. Para conocer si existen diferencias significativas entre los elementos tróficos en cada una de las zonas, se realizó la misma prueba acompañada de una prueba de Tukey ($p < 0.05$).

Para el $\delta^{13}\text{C}$, se encontraron diferencias significativas entre las hyalellas, los quironómidos, y los hemípteros y odonatos al comparar la zona sur con la zona centro. Existen diferencias significativas entre los mismos componentes al comparar la zona sur con la norte (Tabla 5.2).

En cuanto a $\delta^{15}\text{N}$, existen diferencias significativas entre las hyalellas y los quironómidos al comparar la zona sur con la zona centro. Las hyalellas mostraron diferencias significativas al comparar la zona sur con la zona norte. Finalmente, al hacer la comparación entre la zona centro y la zona norte, el fitoplancton mostró diferencias significativas (Tabla 5.2). Los elementos que mostraron diferencias significativas entre las zonas se graficaron tomando en cuenta la firma isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Anexo 2).

Tabla 5.2. Análisis de MANOVA para conocer las diferencias significativas entre los elementos tróficos comunes para cada una de las zonas utilizando las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

<i>Componente</i>	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
	<i>Sur - Centro</i>	<i>Sur - Norte</i>	<i>Centro - Norte</i>	<i>Sur - Centro</i>	<i>Sur - Norte</i>	<i>Centro - Norte</i>
Fitoplancton	-	-	-	-	-	<0.05
Hyalellas	<0.01	<0.01	-	<0.01	<0.01	-
Quironómidos	<0.01	<0.01	-	<0.01	-	-
HO	<0.01	<0.01	-	-	-	-

5.3 Análisis de las firmas isotópicas de los peces

5.3.1. *Firmas isotópicas*. Para realizar este análisis se utilizaron los promedios de las firmas isotópicas de cada uno de los organismos, independientemente de la zona en la que fueron colectados. Los valores isotópicos mostraron que tanto la carpa como la tilapia ocuparon niveles tróficos parecidos a los de las especies nativas (Figura 5.5). La carpa y la tilapia se situaron en la parte baja y media de la estructura trófica de peces. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las distintas especies se encontraron dentro de un mismo intervalo de variación, con excepción de los poecílicos que presentaron valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$.

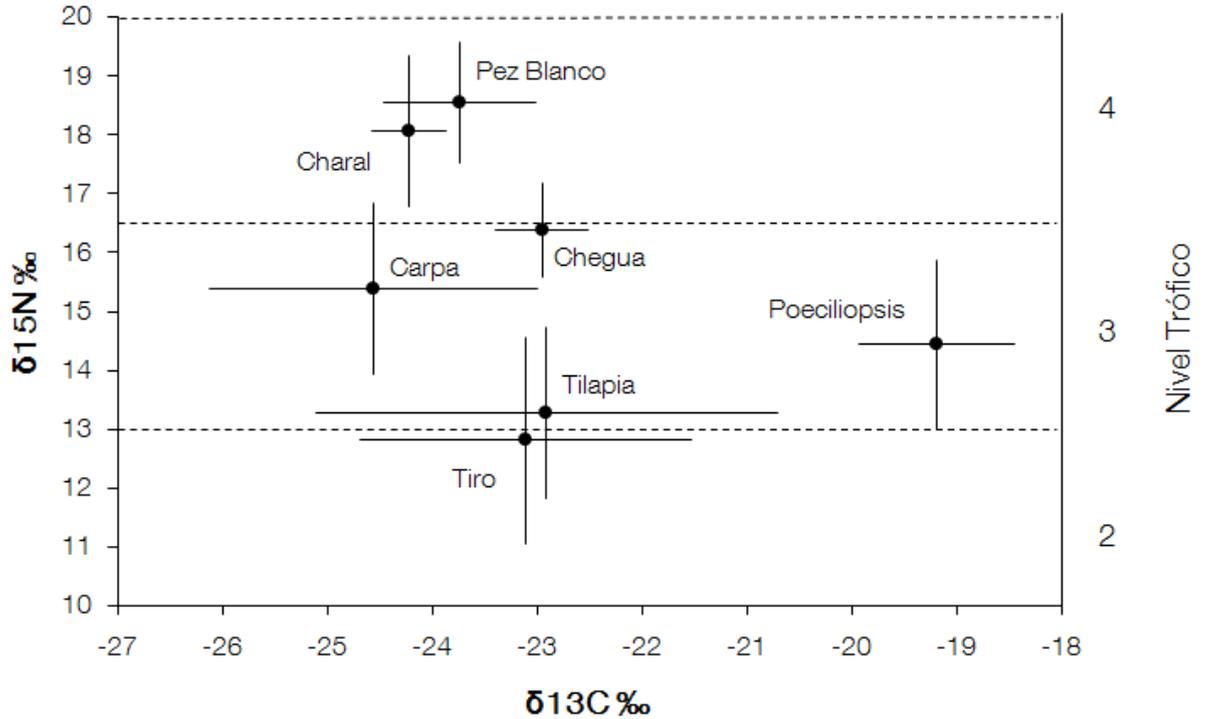


Figura 5.5. Firmas isotópicas de las especies de peces. La desviación estándar de los valores promedio está representada por líneas cruzadas en cada punto.

6.3.2. *Envoltura convexa para los peces.* El análisis de envoltura convexa, cuando se incluyeron únicamente a las especies nativas, mostró que los nichos tróficos del pez blanco y de los charales se traslaparon y se observó una clara diferenciación entre los nichos tróficos de las demás especies (Figura 5.6).

El análisis de nicho trófico mostró que el tiro fue la especie nativa con el nicho más amplio, con una amplitud 4.7 veces mayor a la del charal, que fue la especie con una amplitud más cercana, y 14.6 veces mayor que la chegua que tuvo la menor amplitud de nicho (Tabla 5.3).

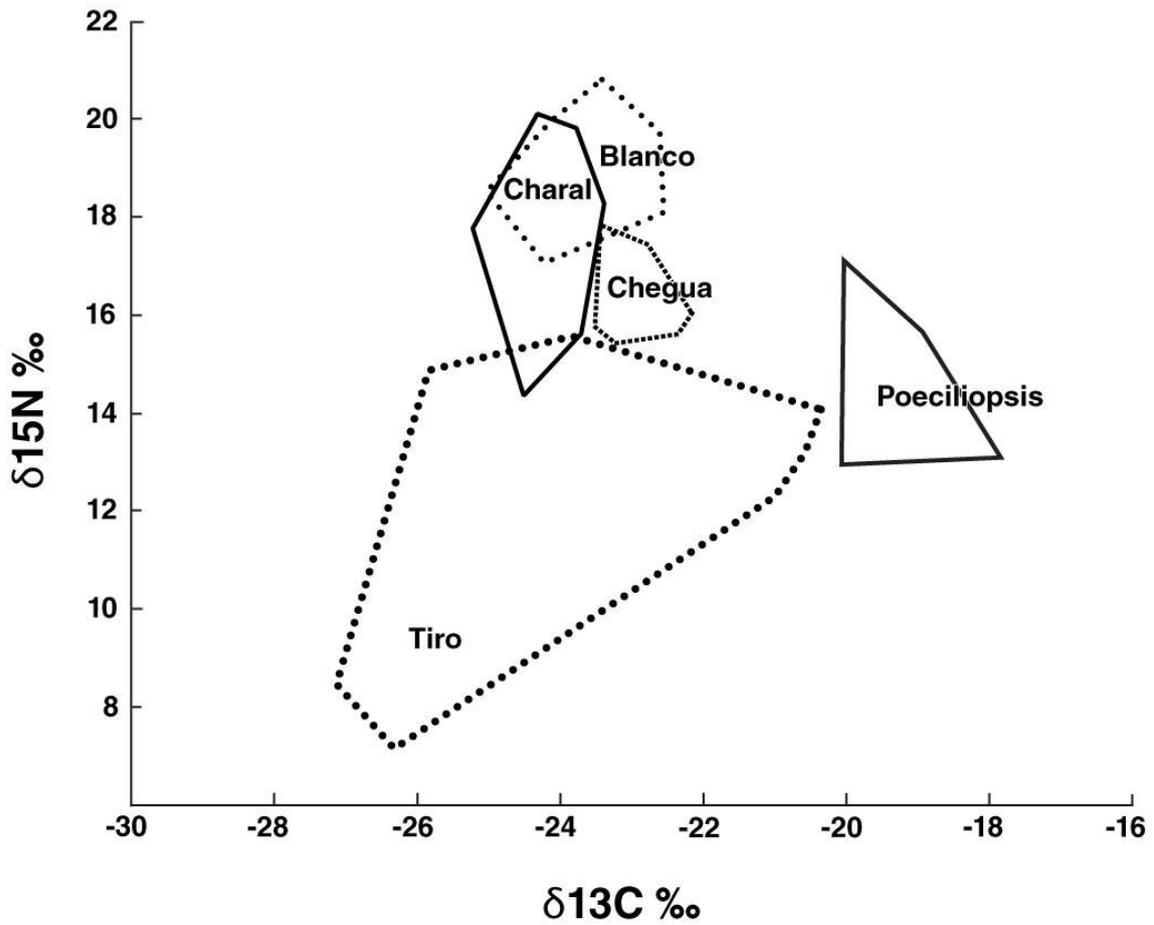


Figura 5.6. Análisis de envoltura convexa para las especies nativas de peces.

El análisis de envoltura convexa, cuando se incluyeron únicamente a las especies exóticas, mostró los amplios nichos tróficos de ambas especies (Figura 5.7). El nicho trófico de la tilapia se situó casi completamente dentro del de la carpa. El análisis de nicho trófico mostró que la carpa presentó un nicho 1.8 veces mayor que la tilapia (Tabla 5.3).

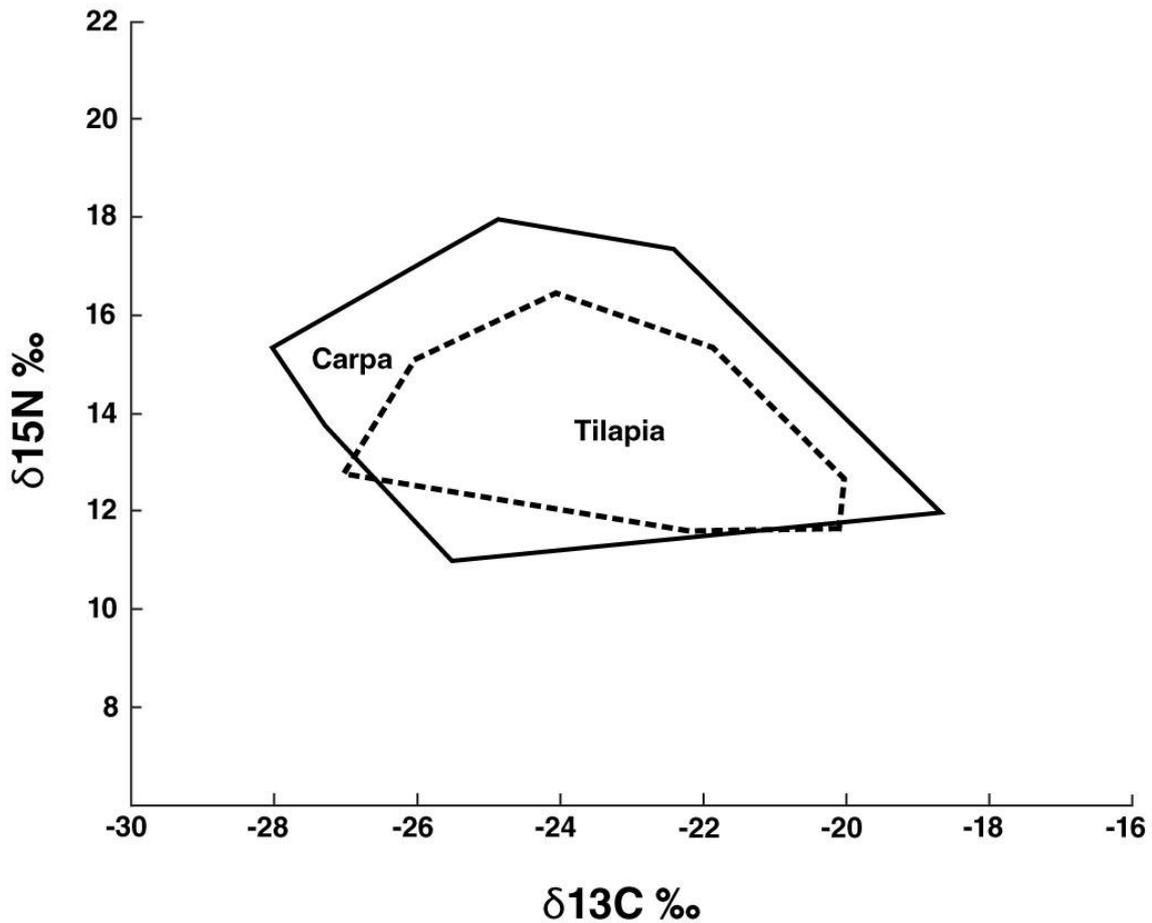


Figura 5.7. Análisis de envoltura convexa para las especies exóticas de peces.

El análisis de envoltura convexa, cuando se incluyeron todas las especies de peces, mostró un traslape entre los nichos tróficos de todas las especies nativas con al menos una de las especies exóticas (Figura 5.8).

El análisis de nicho trófico mostró que la carpa fue la especie exótica con un nicho trófico más amplio, con una amplitud 1.3 veces mayor que la del tiro, que mostró ser la especie nativa con un nicho más amplio, y 18.9 veces mayor que el de la chegua, que fue la especie nativa con el nicho más estrecho (Tabla 5.3). La amplitud promedio de los nichos tróficos de las especies exóticas fue tres veces mayor que el promedio de la amplitud de nichos de las especies nativas.

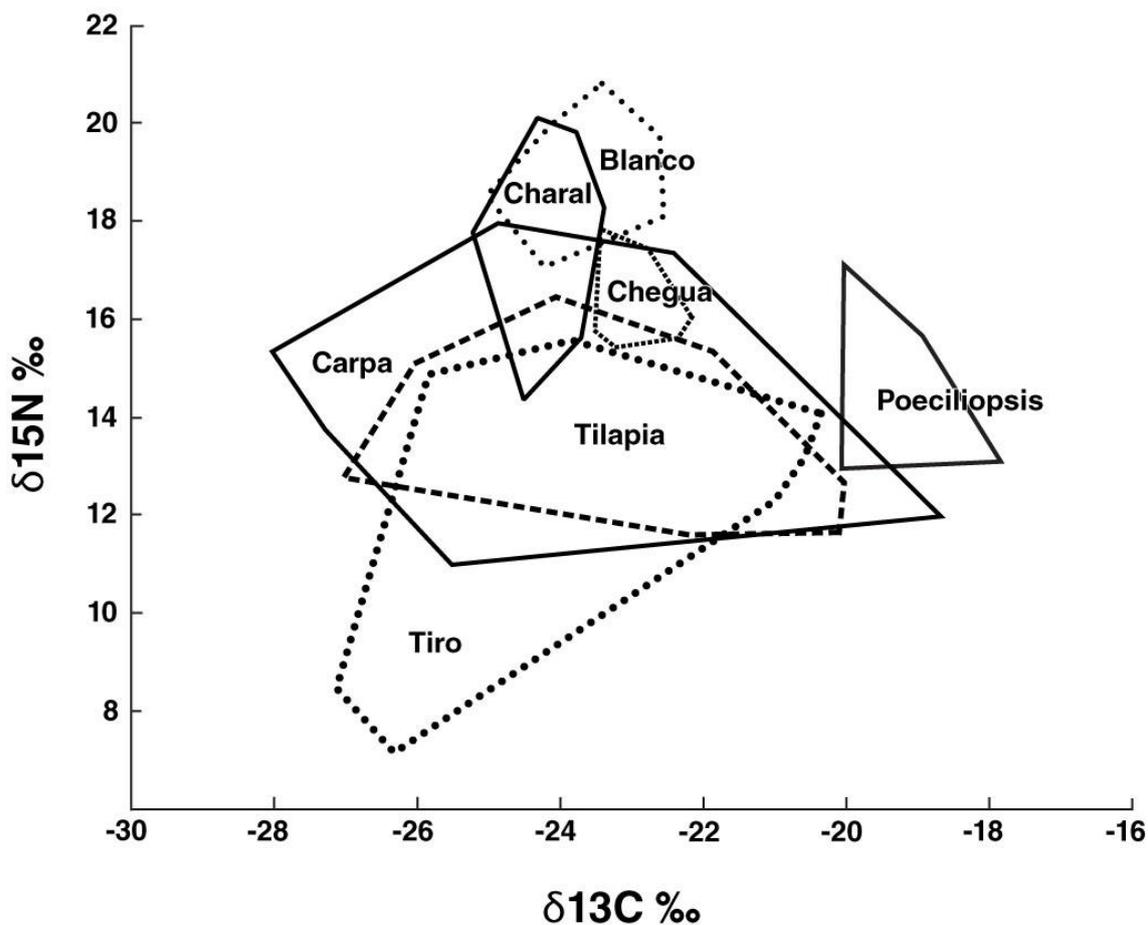


Figura 5.8. Análisis de envoltura convexa para todas las especies de peces.

Tabla 5.3. Análisis de nicho trófico para las especies de peces. NR = intervalo de variación de $\delta^{15}\text{N}$, CR = intervalo de variación de $\delta^{13}\text{C}$, TA = área total. Se muestran los promedios y desviaciones estándar (sd) del TA del conjunto de especies nativas y el conjunto de especies exóticas.

	<i>Nativas</i>					<i>Exóticas</i>	
	Tiro	Chagua	Charal	Pez blanco	Poeciliopsis	Carpa	Tilapia
NR	8.4	2.4	5.8	3.7	4.2	7.0	4.8
CR	6.8	1.3	1.9	2.5	2.2	9.4	7.0
TA	30.7	2.1	6.5	5.5	5.3	39.7	21.5
TA (promedio y sd)	10 ± 12.9					30.6 ± 11.7	

6. DISCUSIÓN

6.1 Caracterización de la estructura trófica

La estructura trófica coincide con los valores registrados de $\delta^{13}\text{C}$ para las plantas C3 (-24 y -30‰) y fitoplancton (-21‰) (Farquhar *et al.*, 1989), por lo que mucha de la energía que se encuentra en la estructura del lago de Pátzcuaro puede provenir de estas fuentes.

El primer nivel trófico lo ocupa el sedimento. Este resultado concuerda con lo reportado por Scheffer (1998), quien concluye que la influencia de la ruta béntica aumenta su importancia conforme disminuye la profundidad de los lagos. En los lagos someros, la importancia de los invertebrados bénticos como las larvas de los quironómidos y los moluscos es mayor (Vadeboncoeur *et al.*, 2002).

El segundo nivel trófico agrupó al fitoplancton, a los organismos detritívoros, entre ellos los quironómidos y las hyalellas, y al tiro. El fitoplancton se encuentra enriquecido en $\delta^{15}\text{N}$ debido probablemente a las descargas humanas que tienden a aumentar la firma isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ de los productores primarios (Cabana y Rasmussen, 1996). De acuerdo a lo reportado por Tokeshi (1995), los quironómidos y las hyalellas son el vínculo más importante entre el sedimento y los niveles tróficos superiores.

Los quironómidos presentaron una amplia desviación en cuanto a los valores de $\delta^{13}\text{C}$, debido a que se alimentan de una amplia variedad de recursos. Las larvas de quironómidos son omnívoras oportunistas y pueden consumir una gran variedad de alimentos. Generalmente se alimentan de algas, detritus y microorganismos asociados, macrófitas e invertebrados (Berg, 1995). Esto explica la amplia desviación en la firma de $\delta^{13}\text{C}$ de este grupo. En el caso de las hyalellas, estos son organismos bénticos que se alimentan de bacterias, algas y materia orgánica presente en el sedimento superficial (Hargrave, 1970). El tiro se alimenta principalmente de algas filamentosas, detritus, zooplancton e invertebrados bénticos (Orbe-Mendoza *et al.*, 2002).

En el tercer nivel se encontraron cuatro especies de peces, tres de ellas omnívoras y una carnívora. La tilapia es una especie omnívora, pero la mayor composición de su dieta es de algas filamentosas y plantas (Orbe-Mendoza *et al.*, 2002). Los poeciliopsis son zoobentófagos y se alimentan principalmente de quironómidos y

daphnias (Navarrete-Salgado *et al.*, 2008). La carpa se alimenta de invertebrados bénticos y detritus, pero si la disponibilidad de zooplancton es abundante, pueden consumirlo (Scheffer, 1998; Orbe-Mendoza *et al.*, 2002). La chegua es una especie carnívora que se alimenta principalmente de zooplacton, invertebrados bénticos y pequeños peces (Orbe-Mendoza *et al.*, 2002). La posición de estos organismos en la estructura trófica generada a partir del análisis de isótopos estables, concuerda con los hábitos alimenticios reportados por estos autores.

En el cuarto nivel trófico se encuentran las sanguijuelas, el pez blanco y los charales. Las sanguijuelas se alimentan de la sangre de los peces (Meyer, 1946), lo que concuerda con los valores enriquecidos en $\delta^{15}\text{N}$ para este grupo en el lago de Pátzcuaro. El pez blanco es principalmente zooplanctívoro durante todo su ciclo de vida, pero cuando alcanza la adultez puede convertirse en oportunista debido a que su mandíbula es lo suficientemente grande para consumir pequeños peces y crustáceos (Ross *et al.*, 2006; Sánchez-Merino *et al.*, 2009). En este estudio se consideraron como peces blancos únicamente aquellos individuos que tuvieron una longitud patrón mayor a 15 cm, por lo que las firmas isotópicas corresponden a individuos adultos (Barbour, 1973a; García de León, 1984). Los estudios de los hábitos alimenticios de esta especie concuerdan con lo obtenido en el presente estudio. En el lago de Pátzcuaro, los peces blancos adultos se encuentran en la cima de la ruta pelágica (fitoplancton-zooplancton-pez blanco) y de la ruta béntica (sedimento-invertebrados-peces-pez blanco).

Las demás especies del género *Chirostoma* (charales) son principalmente zooplanctívoras y no tienen la capacidad de comer pequeños peces (Sánchez-Merino *et al.*, 2009; Moncayo-Estrada *et al.*, 2011). A pesar de alimentarse únicamente de zooplancton, los charales se encuentran en la cima de la estructura trófica del lago debido a que la ruta pelágica (fitoplancton-zooplancton) se encuentra enriquecida en $\delta^{15}\text{N}$. Al encontrarse en la cima, tanto el pez blanco como los charales son vulnerables a los cambios que puedan ocurrir en la base del sistema (Power, 1992).

El análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno de la comunidad acuícola, no sólo brindó información sobre lo que consumen los organismos, sino que permitió caracterizar la estructura trófica general del lago de Pátzcuaro.

6.2 Regionalización

Las comunidades tróficas varían en cuanto a la ubicación de la mayoría de sus componentes, siendo las bases de las estructuras las que presentan mayor variación. La variación de las firmas isotópicas de nitrógeno en la línea base de un ecosistema ha sido descrita en varios cuerpos de agua (Bearhop *et al.*, 2004). Estas diferencias se pueden deber a la variación local en la calidad del agua, debida a las descargas de nutrientes provenientes de actividades antropogénicas (Zambrano *et al.*, 2010b).

En las zonas centro y norte del lago de Pátzcuaro, el sedimento representó la base del sistema trófico y es el componente desde donde comienza una de las rutas de flujo de energía. En la zona sur el $\delta^{15}\text{N}$ del sedimento se encontró a más de 4‰ por debajo de cualquier otro componente trófico, lo que sugiere que no es la fuente principal del flujo de energía. Esta fuente puede estar siendo sustituida por el fitoplancton que establece la ruta pelágica.

Los resultados indican que la zona sur presenta una ruta trófica pelágica, mientras que la zona centro y norte presentan rutas bénticas y pelágicas. En los sistemas acuáticos, los invertebrados bénticos forman el vínculo entre el sedimento y los niveles superiores dentro de una ruta béntica (Tokeshi, 1995). La pérdida de la ruta béntica en la zona sur se puede deber a varios factores, entre ellos a la reducción de invertebrados bénticos posiblemente provocada por una población densa de peces bentívoros (Scheffer, 1998; Zambrano *et al.*, 2001; Miller y Crowl, 2006). La carpa es una especie bentívora (Orbe-Mendoza *et al.*, 2002) que domina la comunidad íctica del lago, tanto en abundancia (95.2%) como en biomasa (98.9%) (Zambrano *et al.*, en prensa), pudiendo ser una de las causas de la pérdida de la ruta béntica en la zona sur.

Otro factor que puede estar favoreciendo la pérdida de la ruta béntica es que la zona sur posee una mayor cantidad de nutrientes disueltos en el agua y una turbidez mayor en comparación con las demás zonas del lago (Sánchez-Chávez *et al.*, 2007). Por un lado, las condiciones eutróficas pueden estar afectando la cadena béntica, debido a que la proliferación de fitoplancton reduce la cantidad de luz disponible para el crecimiento de las macrófitas acuáticas (McClelland y Valiela, 1998). Por otro lado, el aumento en la turbidez no sólo reduce la productividad de un cuerpo de agua, sino que también se ha relacionado con la reducción del número de rutas tróficas (bénticas y pelágicas) (Zambrano *et al.*, 2010a). El aumento en la población de carpas también

puede provocar un aumento en la turbidez debido a que éstas resuspenden el sedimento durante el forrajeo (Zambrano *et al.*, 2001).

Por lo anterior, es posible que en la zona sur del lago de Pátzcuaro la ruta trófica pelágica sea la única que esté llevando a cabo el flujo de energía hacia los niveles tróficos superiores. Para entender mejor este fenómeno, sería importante realizar estudios sobre la calidad sedimentaria, pues las descargas residuales podrían estar afectando más a la zona sur.

El análisis de envoltura convexa permitió observar de manera gráfica las diferencias entre las estructuras tróficas de las zonas, mostrando una clara diferencia de la zona sur con respecto a las otras dos zonas. Esta diferencia concuerda con los resultados del análisis de las estructuras tróficas en el que se sugiere que la zona sur carece de una ruta trófica béntica.

El análisis de nicho trófico reveló un comportamiento opuesto entre la zona sur y la zona centro e intermedio en la zona norte. Los resultados en conjunto sugieren que la zona centro tiene una mayor diversidad trófica en comparación con las demás, partiendo del concepto de que este análisis provee información sobre las características intrínsecas de una estructura trófica (Layman *et al.*, 2007a). Los valores obtenidos sugieren que la zona centro tiene un mayor número de niveles tróficos (NR), una mayor diversidad de recursos en la base del sistema (CR), un área mayor de nicho trófico ocupado (TA), una medida del grado promedio de diversidad mayor (CD), una menor densidad del empacamiento entre las especies (NDD) y una separación más homogénea entre los nichos tróficos de las especies (SDNND).

En las demás zonas, los resultados del análisis de nicho trófico sugieren que la zona sur tiene la menor diversidad trófica, mientras que la zona norte se encuentra en un nivel intermedio. Un aumento en los aportes externos de nutrientes puede tener como consecuencia la disminución en la diversidad trófica (Zambrano *et al.*, 2010b), y a su vez propiciar la pérdida de la ruta trófica béntica, como parece estar ocurriendo en la zona sur del lago.

La reducción en la diversidad trófica de los componentes base de una estructura perjudica la dinámica y la estabilidad de la misma (Vadeboncoeur *et al.*, 2005), debido a que los consumidores reducen su capacidad para responder a los cambios en la calidad y cantidad de los elementos tróficos (Kondoh, 2003).

Las diferencias significativas encontradas en las firmas isotópicas entre las distintas zonas pueden deberse al efecto directo o indirecto de los diferentes usos del suelo en las zonas ribereñas, las descargas residuales de origen humano, la profundidad, la cantidad de nutrientes disueltos, la turbidez y la posible pérdida de la ruta béntica en la zona sur. Estos factores pueden estar generando variación en las condiciones ambientales de cada zona (Jackson *et al.*, 2001), lo que determina la disponibilidad de recursos alimenticios en las estructuras tróficas (Questad y Foster, 2008).

Los resultados del análisis de MANOVA y la prueba de Tukey respaldan las diferencias encontradas en las estructuras tróficas de las diferentes zonas. Los quironómidos y las hyalellas presentaron diferencias significativas al comparar la zona sur con las otras dos zonas, indicando que efectivamente podría estarse perdiendo la ruta béntica en esta zona.

Todas las diferencias encontradas entre las rutas tróficas de las tres zonas, así como los factores que podrían favorecerlas, indican que la zona sur es la que presenta una menor diversidad trófica y una posible pérdida de la ruta béntica. Adicionalmente, estos resultados coinciden con lo reportado por Sánchez-Chávez *et al.* (2007), quienes monitorearon la calidad del agua del lago de Pátzcuaro midiendo la transparencia, el fósforo total, nitrógeno total, clorofila a, coliformes fecales y el predominio de cianofitas, y determinaron que la zona sur del lago es la que tiene una menor calidad del agua, seguida de la parte norte y, por último, la zona con una mejor calidad de agua fue la zona centro.

6.3. Peces

El análisis de las firmas isotópicas de las especies de peces, mostraron un traslape entre el tiro y la tilapia, lo que sugiere que existe competencia por los recursos alimenticios entre estas especies. Este resultado concuerda con los estudios sobre los hábitos alimenticios de ambas especies en el lago de Pátzcuaro realizados por Orbe-Mendoza y colaboradores (2002). El pez blanco y el charal presentan firmas isotópicas

muy similares debido a que son principalmente zooplanctívoros (Jiménez-Badillo y Gracia, 1995). El pez blanco se encuentra más enriquecido en $\delta^{15}\text{N}$ que los charales, debido a que tiene la capacidad de consumir pequeños peces (Ross *et al.*, 2006; Sánchez-Merino *et al.*, 2009).

El análisis de envoltura convexa para las especies nativas muestra que cada una de ellas presenta un nicho trófico separado, lo que sugiere que no existe competencia directa por el alimento entre ellas, con excepción del pez blanco y los charales, cuyos nichos tróficos se traslapan. Este traslape se debe a que se alimentan de los mismos elementos tróficos (Jiménez-Badillo y Gracia, 1995). Sin embargo, la diferencia de tallas entre el pez blanco y los charales modifica las proporciones en las que se alimentan de los distintos elementos tróficos (Ross *et al.*, 2006; Sánchez-Merino *et al.*, 2009). El tiro presenta una amplitud de nicho mayor a cualquier otra especie nativa, lo que sugiere que esta especie presenta los hábitos más generalistas.

Las especies exóticas presentan un nivel trófico bajo, por lo que tienden a tener una variación isotópica mayor en comparación con otras especies (Gu *et al.*, 1997). Los amplios nichos tróficos tanto de la carpa como de la tilapia sugieren que ambas especies son resistentes a los cambios que puedan producirse en la estructura trófica, debido a la alta variedad de alimento que pueden ingerir.

El nicho trófico de la tilapia se encuentra dentro del de la carpa casi completamente. Aun cuando la tilapia y la carpa son especies omnívoras, la tilapia se alimenta principalmente de algas filamentosas, mientras que la carpa se alimenta de invertebrados bénticos, detritus e incluso zooplancton (Scheffer, 1998; Orbe-Mendoza *et al.*, 2002). Estas diferencias alimenticias se relacionan con la diferencia encontrada en la amplitud de los nichos tróficos.

El traslape de los nichos tróficos entre las especies nativas y las exóticas, sugiere que cada una de las especies nativas se encuentra en competencia por los recursos alimenticios con al menos una de las especies exóticas. Las especies exóticas presentan nichos tróficos más amplios que las nativas, por lo que las variaciones en la estructura trófica y la competencia por los recursos alimenticios afecta en mayor grado a las especies nativas (Kondoh, 2003), con excepción del tiro que tiene un nicho trófico amplio.

La chegua es la especie con el nicho trófico más estrecho, lo que implica que los cambios en la estructura trófica sumados a la competencia por alimento podrían tener consecuencias graves en su población (Kondoh, 2003). Incluso podrían llevar a la especie a la extinción (Lodge, 1993).

Las especies introducidas en el lago de Pátzcuaro aumentan la competencia por los recursos alimenticios. Este aumento puede tener como consecuencia que ninguna de las especies, ya sea nativa o exótica, alcance un desarrollo óptimo de talla y peso, lo que tendría como consecuencia la disminución del valor comercial de todos los peces que habitan el lago.

Las especies exóticas afectan la estabilidad de las poblaciones de especies nativas, la estructura del sistema, la diversidad biológica y la estabilidad económica de la industria pesquera de la región.

7. CONCLUSIONES

- La estructura trófica del lago de Pátzcuaro presenta cuatro niveles tróficos.
- Existen diferencias significativas en las firmas isotópicas de carbono y nitrógeno entre las distintas regiones del lago. La diversidad trófica en la zona centro es mayor, en la norte es intermedia y en la zona sur es menor.
- La zona sur tiene únicamente una ruta trófica pelágica, mientras que las zonas centro y norte presentan rutas bénticas y pelágicas.
- Las especies nativas no presentan traslape de nicho trófico entre ellas; sin embargo, cada una de las especies nativas presenta un traslape con al menos una de las especies exóticas.
- Las especies exóticas presentan un nicho trófico tres veces más amplio que las nativas.

8. RECOMENDACIONES

El presente estudio plantea nuevas interrogantes en cuanto a la pérdida de la ruta trófica béntica en la zona sur. Para comprender mejor lo que está ocurriendo en el sistema es necesario complementar este estudio con otros que se enfoquen en la parte baja de la estructura, obtener datos de la abundancia de los recursos bénticos y pelágicos, y entender la dinámica espacio temporal en la estructura trófica, en la biogeodinámica sedimentaria y en la dinámica poblacional de los peces.

9. LITERATURA CITADA

Barbour, C. D. 1973a. The systematics and evolution of the genus *Chirostoma* Swainson (Pisces, Atherinidae). *Tulane Studies in Zoology and Botany* 18: 97-114.

Barbour, C. D. 1973b. A Biogeographical History of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): A Species Flock from the Mexican Plateau. *Copeia* 3: 533-556.

Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A. y H. Macleod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73: 1007-1012.

Berg, H. B. 1995. Larval food and feeding behaviour. En: Armitage, P. D., Cranston P. S. y L. C. V. Pinder (eds.). *The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges*. Chapman & Hall, London, pp 136-168.

Berlanga-Robles, C., Madrid-Vera, J. y A. Ruiz-Luna. 2002. Fish abundance and trophic structure from the commercial catch in Lake Patzcuaro, Mexico. *Hydrobiologia* 467: 117-122.

Cabana, G. y J. B. Rasmussen. 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93: 10844-10847.

Chacón-Torres, A., Ayala-Ramírez, G. L., Rendon-López, M. B., Rosas-Monge, C. y G. Ruiz-Sevilla. 2004. Ficha Informativa de Humedales Ramsar. Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Michoacán, México, 13 p.

Cohen, J. E., Beaver, R. A., Cousins, S. H., DeAngelis, D. L., Goldwasser, L., Heong, K. L., Holt, R. D., Kohn, A. J., Lawton, J. H., Martinez, N., O'Malley, R., Page, L. M., Patten, B. C., Pimm, S. L., Polis, G. A., Rejmdnek, M., Schoener, T. W., Schoenly, K., Sprules, W. G., Teal, J. M., Ulanowicz, R. E., Warren, P. H., Wilbur, H. M., y P. Yodzis. 1993. Improving food webs. *Ecology* 74: 252-258.

- DeAngelis, D. L., Mulholland, P. J., Palumbo, A. V., Steinman, A. D., Huston, M. A. y J. W. Elwood. 1989. Nutrient dynamics and food-web stability. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 71-95.
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R. y K. T. Hubick. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 503-537.
- Fry, B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography* 33: 1182-1190.
- Fry, B. 2006. Stable isotope ecology. Springer Science+Business Media, Nueva York, 308 p.
- García de León, F. J. 1984. Ecología pesquera, alimentación y ciclo gonádico de *Chirostoma estor* Jordan y *Micropterus salmoides* Lacépède en el Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, 172 p.
- Gómez-Tagle-Rojas, A. F. 1997. Levantamiento agrológico forestal de la cuenca de Pátzcuaro, Michoacán y diagnóstico de posibilidades de recuperación y desarrollo mediante sistemas de información geográfica. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 131 p.
- Granado-Lorencio, C. 1996. Ecología de peces. Secretariado de Publicaciones de la Universidad de Sevilla, Sevilla, 308 p.
- Gu, B. H., Schelske, C. L. y M. V. Hoyer. 1997. Intrapopulation feeding diversity in blue tilapia: evidence from stable-isotope analyses. *Ecology* 78: 2263-2266.
- Hargrave, B. T. 1970. The utilization of benthic microflora by *Hyalella azteca* (Amphipoda). *Journal of Animal Ecology* 39 (2): 427-437.
- Huerto, R., Alonso, P., Vargas, S., Ortiz, C., Amador, A., Zambrano, L. y J. Fong. 2009. Manejo integral para el control de malezas acuáticas, especies invasoras y remoción de sedimentos en apoyo a la recuperación de especies emblemáticas y mejora de la calidad

del agua del lago. Informe final. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua (IMTA) Fundación Gonzalo Río Arronte, I.A.P., 356 p.

INEGI. 2010. Censo de Población y Vivienda 2010. México en Cifras. Información Nacional, por entidad federativa y municipios. Tomado de:
<http://www.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/MexicoCifras.aspx?e=0&m=0&sec=M>

Jackson, D. A., Peres-Neto, P. R. y J. D. Olden. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 157-170.

Jiménez-Badillo, Ma. de L. y A. Gracia. 1995. Evaluación de la pesquería multiespecífica de Charales (*Chirostoma* spp., Pisces, Atherinidae) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 66: 205-231.

Kellman, L. M. y C. Hillaire-Marcel. 2003. Evaluation of nitrogen isotopes as indicators of nitrate contamination sources in an agricultural watershed. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 95: 87-102.

Kondoh, M. 2003. Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science* 299: 1388-1391.

Lara, A. 1980. Introducción de nuevas especies al Lago de Pátzcuaro y su posible perjuicio a las especies nativas. Memorias del II Simposio Latinoamericano de Acuicultura. Departamento de Pesca, México. Tomo I, pp 491-524.

Layman, C. A., Arrington, A., Montana, C. G. y D. M. Post. 2007a. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88: 42-48.

Layman, C. A., Quattrochi, J. P., Peyer, C. M., Allgeier, J. E. y K. Suding. 2007b. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystems fragmentation. *Ecology* 10: 937-944.

Lodge, D. M. 1993. Biological invasions: Lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 133-137.

McClelland, J. W. y I. Valiela. 1998. Changes in food web structure under the influence of increased anthropogenic nitrogen inputs to estuaries. *Marine Ecology-Progress Series* 168: 259-271.

Merritt, R. W., Cummins, K. W. y M. B. Berg (eds.). 2008. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, 1158 p.

Meyer, M. C. 1946. Further Notes on the Leeches (Pisicicolidae) Living on Fresh-Water Fishes of North America. *Transactions of the American Microscopical Society* 65 (3): 237-249.

Meyers, P. A. y J. L. Teranes. 2001. Sediment organic matter. En: Last, W. M. y J. P. Smol (eds.). *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 2: Physical and Geochemical Methods*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. The Netherlands, 532 p.

Miller, S. A. y T. A. Crowl. 2006. Effects of common carp (*Cyprinus carpio*) on macrophytes and invertebrate communities in a shallow lake. *Freshwater Biology* 51: 85-94.

Minagawa, M. y E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between ^{15}N and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 1135-1140.

Minns, C. K. y J. M. Cooley. 1999. Intentional introductions: are the incalculable risk worth it? En: Claudi, R. y J. Leach (eds.). *Nonindigenous freshwater organisms: vectors, biology, and impacts*. CRC press LLC, Boca Raton, pp 57-59.

Moncayo-Estrada, R., Lind, O. T. y C. Escalera-Gallardo. 2011. Trophic interactions among sympatric zooplanktivorous fish species in volume change conditions in a large, shallow, tropical lake. *Neotropical Ichthyology* 9: 169-176.

Navarrete-Salgado, N. A., Mauleón-Flores, O. A. y G. Contreras-Rivero. 2008. Interacciones tróficas de los peces presentes en el embalse San Miguel Arco, Soyaniquilpan, Estado de México (otoño de 2006). *Revista de Zoología* 19: 7-14.

Neville, L. E. y S. Murphy. 2001. Invasive alien species: Forging co-operation to address a borderless issue. *Intercol Newsletter Spring/Summer*, 3-7.

Norma Oficial Mexicana. 1996. NOM-001-SEMARNAT-1996. Que establece los límites máximos permisibles de contaminación en las descargas de aguas residuales en aguas y bienes nacionales. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación el 23 de abril de 2003. México.

Orbe-Mendoza, A. A. y J. Acevedo-García. 2002. El lago de Pátzcuaro. En: De la Lanza-Espino, G. y J. L. García-Calderón (eds.). *Lagos y presas de México*. Centro de Ecología y Desarrollo, A. C., Ciudad de México, pp 27.

Orbe-Mendoza, A. A., Acevedo-García, J. y J. Lyons. 2002. Lake Patzcuaro fishery management plan. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12: 207-217.

Peterson, B. J. y B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 293-320.

Polis, G. A., Holt, R. O., Menge, B. A. y K. O. Winemiller. 1996. Time, space, and life history: influences on food webs. En: Plois, G. A. y K. O. Winemiller (eds.). *Food Webs Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman & Hall, Londres, pp 435-461.

Power, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* 73: 733-760.

Questad, E. J. y B. L. Foster. 2008. Coexistence through spatio-temporal heterogeneity and species sorting in grassland plant communities. *Ecological Letters* 11: 717-726.

Rahel, F. J. 2000. Homogenization of fish faunas across the United States. *Science* 288: 854-856.

Rosas, M. M. 1976. Peces dulce acuícolas que se explotan en México y datos sobre su cultivo. Secretaría de Industria y Comercio, Instituto Nacional de Pesca, I.N.P. México, D.F., 135 p.

Ross, L. G., Martínez-Palacios, C. A., Aguilar-Valdez, Ma. del C., Beveridge, M. C. M. y Ma. C. Chávez-Sánchez. 2006. Determination of feeding mode in fishes: the importance of using structural and functional feeding studies in conjunction with gut analysis in a selective zooplanktivore *Chirostoma estor estor* Jordan 1880. *Journal of Fish Biology* 68: 1782-1794.

Sánchez-Chávez, J. J., Bravo-Inclan, L. A., Tomasini-Ortíz, A. C., Cordova-Rodríguez, M. A., Sandoval-Villasana, A. M., Mijangos-Carro, M. A., Saldaña-Fabela, M. del P., Salado-Huerta, E. y R. D. Hernández-López. 2007. Monitoreo periódico de la calidad del agua del lago de Pátzcuaro y de las descargas. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua (IMTA) – Fundación Gonzalo Río Arronte, I.A.P. Ciudad de México, 200 p.

Sánchez-Merino, R., Fermín-Benitez, M. Y. y A. Mendoza-Estrada. 2009. Selectividad del zooplancton y solapamiento trófico entre tallas del pez *Menidia humboldtiana* (Atheriniformes: Atherinopsidae) en el embalse Danxhó, México. *Revista de Biología Tropical* 57: 187-194.

Scheffer, M. 1998. Ecology of Shallow Lakes. Chapman & Hall. UK, 357 p.

Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA). 2009. RESPUESTA a los comentarios y modificaciones efectuadas al Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-036-PESC-2005, Pesca responsable en el Lago de Pátzcuaro, ubicado en el Estado de Michoacán. Especificaciones para el aprovechamiento de los recursos pesqueros, publicado el 20 de marzo de 2007. En: Diario Oficial de la Federación del 6 de febrero de 2009, 6 p.

Tokeshi, M. 1995. Production ecology. En: Armitage, P. D., Cranston P. S. y L. C. V. Pinder (eds.). *The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges*. Chapman & Hall, London, pp 269-296.

UC Davis Stable Isotope Facility, Department of Plant Sciences. 2009. One Shields Avenue, Mail Stop #1. Davis, California, 95616. USA.
<http://stableisotopefacility.ucdavis.edu>

- Vadeboncoeur, Y., McCann, K. S., Vander Zanden, M. J. y J. B. Rasmussen. 2005. Effects of multi-chain omnivory on the strength of trophic control in lakes. *Ecosystems* 8: 682-693.
- Vadeboncoeur, Y., Vander Zanden M. J. y D. M. Lodge. 2002. Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models. *BioScience* 152: 44-54.
- Valiente-Riveros, E. L. 2006. Efecto de las especies introducidas en Xochimilco para la rehabilitación del hábitat del ajolote (*Ambystoma mexicanum*). Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 92 p.
- Van Dover, C. L., Grasiie, J. F., Fry, B., Garritt, R. H. y V. R. Starczak. 1992. Stable isotope evidence for entry of sewage-derived organic material into a deep-sea food web. *Nature* 360: 153-155.
- Vander Zanden, M. J., Casselman, J. M. y J. B. Rasmussen. 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* 401: 464-467.
- Vander Zanden, M. J. y J. B. Rasmussen. 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46: 2061-2066.
- Vander Zanden, M. J., Olden, J. D. y C. Gratton. 2006. Foodweb approaches in restoration ecology. En: Falk, D. A., Palmer, M. A. y J. B. Zedler (eds.). *Foundations of restoration ecology*. Island Press, Washington DC, pp 165-189.
- Wetzel, R. G. Limnology. Saunders College Publishing. Michigan State University. EUA. 762 p.
- Zambrano, L., Scheffer M. y M. Martínez-Ramos. 2001. Catastrophic response of lakes to benthivorous fish introduction. *Oikos* 94 (2): 344-350.

Zambrano, L., Martínez-Meyer, E., Menezes, N. y T. Peterson. 2006. Invasive potential common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 1903-1910.

Zambrano, L., Cordova-Tapia, F., Bustamante, L., Camargo, T. y E. Bustamante. En prensa. Las especies exóticas en el Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. Instituto Mexicano de la Tecnología del Agua (IMTA), México.

Zambrano, L., Valiente, E. y M. J. Vander Zanden. 2010a. Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biological Invasions* 12: 3061-3069.

Zambrano, L., Valiente, E. y M. J. Vander Zanden. 2010b. Stable isotope variation of a highly heterogeneous shallow freshwater system. *Hydrobiologia* 646: 327-336.

10. ANEXOS

Anexo 1.

Producción pesquera del lago de Pátzcuaro (toneladas) de 1981 a 1998. Tomado de Orbe-Mendoza y Acevedo-García, 2002.

Año	Acúmara	Blanco	Carpa	Charal	Godeidos	Lobina	Tilapia	Achoque	Total
1981	163	136	56	162	7	198	16	-	738
1982	130	159	343	202	12	296	49	-	1191
1983	174	94	323	157	8	244	39	-	1039
1984	190	76	219	216	2	207	36	-	946
1985	377	98	376	523	35	304	87	14	1814
1986	381	83	321	330	17	342	60	18	1552
1987	333	84	407	306	155	243	163	19	1710
1988	660	81	637	397	224	269	243	13	2524
1989	406	69	483	442	258	434	225	2	2319
1990	235	42	246	233	203	123	171	-	1253
1991	242	22	149	221	169	2	166	2	973
1992	187	24	282	402	264	3	188	4	1354
1993	122	20	80	278	137	1	80	2	720
1994	74	9	61	158	73	1	60	1	437
1995	116	8	62	181	79	0.3	60	2	508
1996	98	9	68	262	71	2	54	2	566
1997	97	9	77	271	82	1	52	3	592
1998	85	10	51	157	44	0.2	31	3	381

ANEXO 2.

Firmas isotópicas de las especies que presentaron diferencias significativas entre las zonas [MANOVA, Tukey ($p < 0.05$)]. La desviación estándar de los valores promedio está representada por las líneas cruzadas en cada punto. HO: hemípteros y odonatos.

